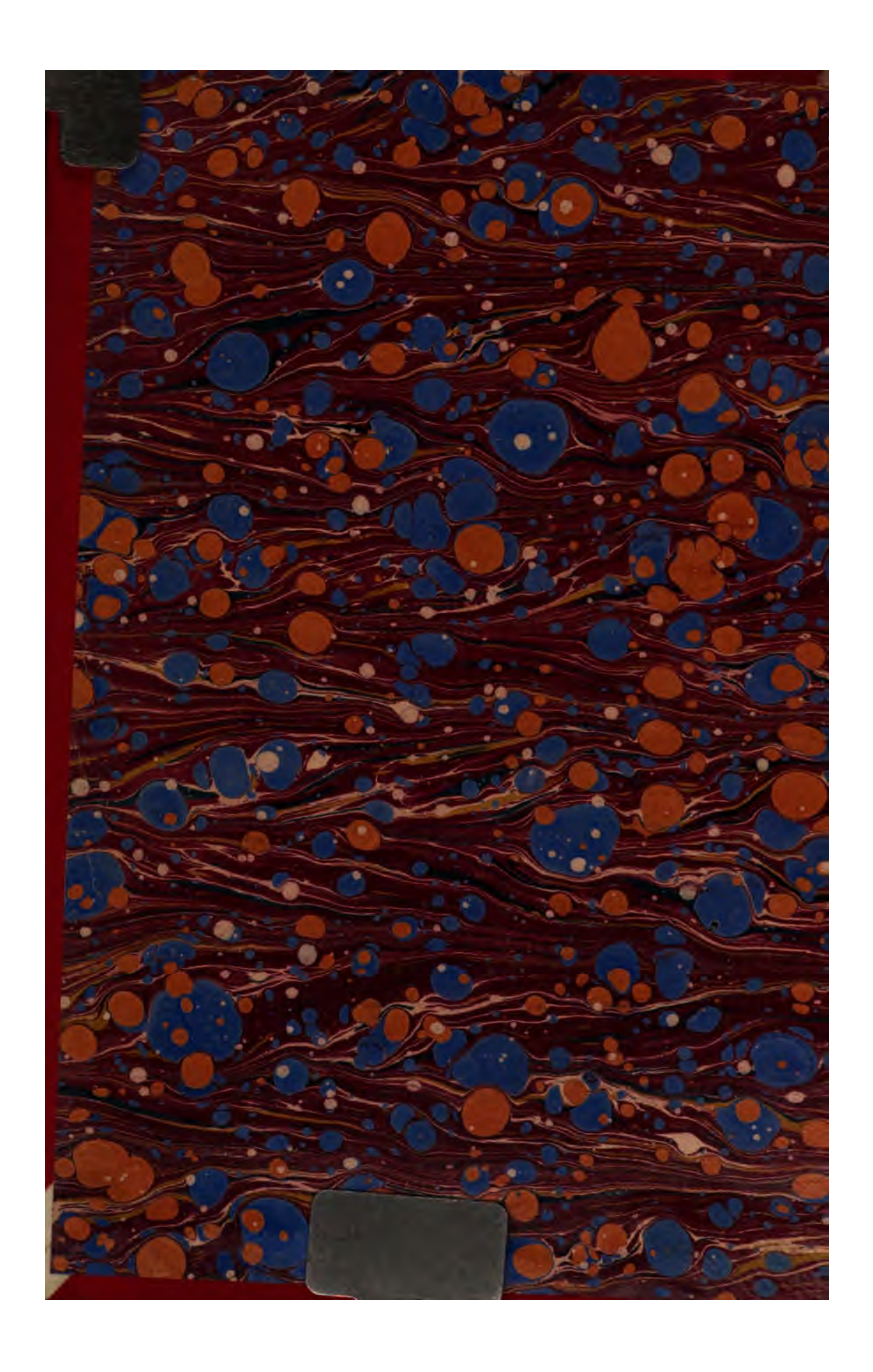

d University Libraries
013 953 687





JAHRBÜCHER

für

wissenschaftliche Botanik

Begründet

von

Professor Dr. N. Pringsheim

herausgegeben

von

W. Pfeffer
Professor an der Universität Leipzig

und

E. Strasburger
Professor an der Universität Bonn

Neununddreissigster Band. Erstes Heft

Mit 1 Tafel und 5 Textfiguren.

Leipzig

Verlag von Gebrüder Borntraeger

1903

Profess... bis 20. ...e Zusendungen für die Redaction bittet man zu richten an ...r **Pfeffer in Leipzig (Botanisches Institut), — vom 1. August** ...ptember nur an **Gebrüder Borntraeger in Berlin SW. 11,** Dessauerstrasse 29

Inhalt des vorliegenden Heftes.

Seite

W. Rothert. Ueber die Wirkung des Aethers und Chloroforms auf die Reizbewegungen der Mikroorganismen. Mit 2 Textfiguren 1

P. Sonntag. Ueber die mechanischen Eigenschaften des Roth- und Weissholzes der Fichte und anderer Nadelhölzer 71

Hans Bachmann. *Cyclotella bodanica* var. *lemanica* O. Müller im Vierwaldstättersee und ihre Auxosporenbildung. Botanische Untersuchungen des Vierwaldstättersees. Mit Tafel I und 3 Textfiguren 106

0

JAHRBÜCHER

für

wissenschaftliche Botanik

Begründet

von

Professor Dr. N. Pringsheim

herausgegeben

von

W. Pfeffer und **E. Strasburger**

Professor an der Universität Leipzig — Professor an der Universität Bonn

---

Neununddreissigster Band

Mit 10 lithographirten Tafeln und 205 Textabbildungen

Leipzig

Verlag von Gebrüder Borntraeger

1904

Inhalt.

Seite

W. Rothert. Ueber die Wirkung des Aethers und Chloroforms auf die Reizbewegungen der Mikroorganismen. Mit 2 Textfiguren 1

I. Einleitendes. Versuchsmaterial. Methoden 1

II. Der Einfluss der Narcotica auf Bewegung und Leben 15

III. Versuche über die Aufhebung der Empfindlichkeit (Anästhese) 21

Termo I (Chemotaxis) 21

Termo II (Chemotaxis und Aërotaxis) 23

Termo III (Chemotaxis, Aërotaxis, Osmotaxis) 24

Spirillum tenue Cohn (Chemotaxis) 25

Spirillum spec. (Chemotaxis) 26

Bacillus Solmsii Klein (Chemotaxis) 27

Amylobacter (Proschemotaxis, Apaërotaxis) 28

Beggiatoa alba (Aërotaxis) 31

Trepomonas agilis (Chemotaxis) 31

Saprolegnia spec., Zoosporen (Chemotaxis, Osmotaxis) 31

Euglena viridis (Phototaxis) 32

Chlamydomonas (Phototaxis) 34

Gonium pectorale (Phototaxis) 37

Pandorina morum (Phototaxis) 40

IV. Die Aenderung der phototactischen Stimmung durch Chloroform 42

V. Die Beeinflussung der phototactischen Stimmung durch vorgängige Einwirkung von Aether und Chloroform 46

VI. Zusammenfassung und Discussion der Ergebnisse 49

Literatur-Verzeichniss 69

P. Sonntag. Ueber die mechanischen Eigenschaften des Roth- und Weissholzes der Fichte und anderer Nadelhölzer 71

Poren der Rothholz- und Weissholztracheïden 74

Verholzungsgrad des Roth- und Weissholzes 78

Festigkeit 81

a) Zugfestigkeit 81

b) Druckfestigkeit 85

Elasticität und Dehnbarkeit 87

Biegungsfestigkeit der Aeste 91

Quellungsfähigkeit 96

Zweckmässigkeit und Ursachen der Rothholzbildung 99

Resultate 105

Seite

Hans Bachmann. *Cyclotella bodanica* var. *lemanica* O. Müller im Vierwaldstättersee und ihre Auxosporenbildung. Botanische Untersuchungen des Vierwaldstättersees. Mit Tafel I und 3 Textfiguren 106
I. Untersuchungsmethode 106
II. Speciesbeschreibung 107
III. Vorkommen in den verschiedenen Seegebieten und zu verschiedenen Jahreszeiten 113
IV. Fortpflanzung 121
a) Die Zelltheilung 121
b) Die Auxosporenbildung 123
Literatur-Verzeichniss 132
Figuren-Erklärung 132

W. Ruhland. Studien über die Befruchtung der *Albugo Lepigoni* und einiger Peronosporeen. Mit Tafel II und III 135
Einleitung 135
I. *Albugo Lepigoni* 137
II. *Peronospora alsinearum* 144
III. *Sclerospora graminicola* 147
IV. *Plasmopara densa* 151
Allgemeine Erörterungen 153
Nachschrift 163
Literatur-Verzeichniss 163
Figuren-Erklärung 164

Enrico Pantanelli. Abhängigkeit der Sauerstoffausscheidung belichteter Pflanzen von äusseren Bedingungen. Mit Tafel IV—V und 9 Textfiguren 167
I. Wirkung intensiven Lichtes bei constantem CO_2-Gehalte der Umgebung 167
1. Historisches 167
2. Methodisches 172
3. Allgemeines Verhalten der Chloroplastenthätigkeit gegenüber dem Wechsel der Lichtintensität 176
4. Lage des Optimums 178
5. Lage des Maximums 180
6. Wirkungen der ultraoptimalen Lichtintensitäten 180
7. Ursächliches 184


[redacted]

Seite
Versuche mit Trikaliumphosphat 210
Versuche mit Chlornatrium 213
Versuche mit Chlorkalium 214
Versuche mit Natronsalpeter 215
4. Ursächliches 216
IV. Einige Versuche mit Chinin 219
V. Resultate und Schlussbetrachtungen 224
Figuren-Erklärung 227

Th. Weevers. Die physiologische Bedeutung einiger Glykoside 229
Capitel I. Literatur und Methode 229
Capitel II. Ist Salicin ein Reservestoff? 238
Capitel III. Sind die Glykoside der Kastaniensamen Reservestoffe? . . . 243
Capitel IV. Die Spaltung des Salicins 249
Capitel V. Die Neubildung und der Transport des Salicins 255
Capitel VI. Das Populin der *Salix*-Arten 265
Zusammenfassung der Resultate 269
Literatur-Verzeichniss 271

Paul Kretzschmar. Ueber Entstehung und Ausbreitung der Protoplasmaströmung in Folge von Wundreiz. Mit 3 Textfiguren 273
Einleitung 273
Versuchspflanzen 275
Versuchsmethode 277
Entstehen der Plasmaströmung 298
Pflanzt sich der Reiz in allen Zellzügen gleichmässig fort? 280
Wie weit setzt sich der Reiz fort? 282
Wie schnell pflanzt sich der Reiz fort? 285
Wie lange hält der Reiz an? 295
Wie gestaltet sich der Reizrückgang? 297
Reizleitung in plasmolysirten Objecten 298
Wirkung des Wundreizes auf Keimpflanzen 299
Vergleich mit den durch Wundreiz bewirkten Umlagerungen des Protoplasmas 300
Zusammenfassung der Resultate 303

Oscar Melville Ball. Der Einfluss von Zug auf die Ausbildung von Festigungsgewebe. Mit Tafel VI und VII 305
Einleitung 305
Theil I. Zugfestigkeit 308
Einfluss von Zug auf vorher horizontal gehaltene Objecte 323
Theil II. Veränderungen in den Geweben 325
A. Pflanzen, die in aufrechter Stellung belastet wurden 325
B. Pflanzen in abnormer Stellung 326
Discussion der Resultate 335
Figuren-Erklärung 340

Arthur Weisse. Untersuchungen über die Blattstellung an Cacteen und anderen Stamm-Succulenten, nebst allgemeinen Bemerkungen über die Anschlussverhältnisse am Scheitel. Mit Tafel VIII und IX 343
Einleitung 343

Seite

I. Cacteen 346
A. Cacteen mit cylindrischen Sprossen 347
1. Peireskien 347
2. Cylinder-Opuntien 350
3. Cylindrische Rhipsalideen 353
B. Flachsprossbildende Opuntien 356
C. Cacteen mit Mamillenbildung 360
D. Cacteen mit Kantenbildung 362
1. Einige genauer untersuchte Arten mit geraden Kanten . . . 363
2. Cacteen mit gewundenen Kanten 380
3. Einige Beobachtungen aus der Blüthenregion 383
4. Beobachtungen über die Zahl der Kanten 385
II. Euphorbien 391
A. Euphorbien mit cylindrischen Sprossen 391
B. Euphorbien mit Kantenbildung 393
III. Asclepiadeen 405
A. Asclepiadeen mit cylindrischen Sprossen 405
B. Asclepiadeen mit Mamillenbildung 406
C. Asclepiadeen mit Kantenbildung 407
IV. Allgemeine Bemerkungen über die Anschlussverhältnisse am Scheitel . 410
Zusammenfassung 420
Figuren-Erklärung 423

Hans Fitting. Weitere Untersuchungen zur Physiologie der Ranken nebst einigen neuen Versuchen über die Reizleitung bei *Mimosa*. Mit 21 Textfiguren . 424
Einleitung 424
Abschnitt I. Eine neue, bisher nicht genügend erkannte Art von Empfindlichkeit und von Reizleitung bei den Ranken 426
A. Passifloraceen 427
B. Cucurbitaceen 448
C. Papilionaceen 460
D. Vitaceen 462
E. Polemoniaceen 463
Abschnitt II. Mechanik der durch Temperaturschwankungen veranlassten Rankenkrümmungen 464
Abschnitt III. Bedingungen der schraubigen Einrollung der basalen, zwischen Rankenbasis und Stütze gelegenen Rankentheile 472
Abschnitt IV. Discussion der bisher mitgetheilten Thatsachen 484
Abschnitt V. Vergleichung der Reizleitungsvorgänge bei den Ranken mit der Reizleitung bei *Mimosa* und *Biophytum* nebst neuen Versuchen mit *Mimosa* 501
Abschnitt VI. Zusammenfassung der hauptsächlichsten Ergebnisse . . . 521
Literatur-Verzeichniss 525

F. Tobler. Ueber Eigenwachsthum der Zelle und Pflanzenform. Versuche und Studien an Meeresalgen. Mit Tafel X 527
Einleitung 527
I. Art und Behandlung des Materiales 532
II. Habitus und Charakteristik der Formen 535

Seite

III. Ungleichmässiges Wachsthum (Epi- und Hyponastie) 538
IV. Etiolementähnliche Erscheinungen 542
V. Adventivbildungen und Verwachsungen 555
VI. Zerfall 563
VII. Reproduction 569
Literatur-Verzeichniss 578
Figuren-Erklärung 579

Waldemar v. Wasielewski. Theoretische und experimentelle Beiträge zur Kenntniss der Amitose. II. Abschnitt. Mit 10 Textfiguren 581
Stand der Frage 581
Die Zwischenformen 587
Weitere Versuche 593
a) Chloralhydrat 593
b) Traumatische Reize 596
c) Anderweite Einwirkungen 599

Alexander Nathansohn. Ueber die Regulation der Aufnahme anorganischer Salze durch die Knollen von *Dahlia* 607
I. Versuche mit Natriumthiosulfat 609
II. Versuche mit Nitraten 618
III. Das Verhalten in Ammonsalzlösungen 623
IV. Allgemeines über die Regulation des Stoffaustausches 635
V. Ueber die Aufnahme der fettlöslichen Stoffe 638

B. Němec. Ueber die Einwirkung des Chloralhydrats auf die Kern- und Zelltheilung. Mit 157 Textfiguren 645
Allgemeines und Zusammenfassung der Resultate 708

Verzeichniss der Tafeln.

Tafel I. *Cyclotella bodanica* var. *lemanica* O. Müller im Vierwaldstättersee und ihre Auxosporenbildung. Hans Bachmann.

Tafel II und III. Studien über die Befruchtung der *Albugo Lepigoni* und einiger Peronosporeen. W. Ruhland.

Tafel IV und V. Abhängigkeit der Sauerstoffausscheidung belichteter Pflanzen von äusseren Bedingungen. Enrico Pantanelli.

Tafel VI und VII. Der Einfluss von Zug auf die Ausbildung von Festigungsgewebe. Oscar Melville Ball.

Tafel VIII und IX. Untersuchungen über die Blattstellung an Cacteen und anderen Stamm-Succulenten. Arthur Weisse.

Tafel X. Ueber Eigenwachsthum der Zelle und Pflanzenform. F. Tobler.

Alphabetisch nach den Namen der Verfasser geordnetes Inhaltsverzeichniss.

Seite

Hans Bachmann. *Cyclotella bodanica* var. *lemanica* O. Müller im Vierwaldstättersee und ihre Auxosporenbildung. Botanische Untersuchungen des Vierwaldstättersees. Mit Tafel I und 3 Textfiguren 106

Oscar Melville Ball. Der Einfluss von Zug auf die Ausbildung von Festigungsgewebe. Mit Tafel VI und VII 305

Hans Fitting. Weitere Untersuchungen zur Physiologie der Ranken nebst einigen neuen Versuchen über die Reizleitung bei *Mimosa*. Mit 21 Textfiguren . 424

Paul Kretzschmar. Ueber Entstehung und Ausbreitung der Protoplasmaströmung in Folge von Wundreiz. Mit 8 Textfiguren 273

Alexander Nathansohn. Ueber die Regulation der Aufnahme anorganischer Salze durch die Knollen von *Dahlia* 607

B. Němec. Ueber die Einwirkung des Chloralhydrats auf die Kern- und Zelltheilung. Mit 157 Textfiguren 645

Enrico Pantanelli. Abhängigkeit der Sauerstoffausscheidung belichteter Pflanzen von äusseren Bedingungen. Mit Tafel IV—V und 9 Textfiguren 167

W. Rothert. Ueber die Wirkung des Aethers und Chloroforms auf die Reizbewegungen der Mikroorganismen. Mit 2 Textfiguren 1

W. Ruhland. Studien über die Befruchtung der *Albugo Lepigoni* und einiger Peronosporeen. Mit Tafel II und III 135

P. Sonntag. Ueber die mechanischen Eigenschaften des Roth- und Weissholzes der Fichte und anderer Nadelhölzer 71

F. Tobler. Ueber Eigenwachsthum der Zelle und Pflanzenform. Versuche und Studien an Meeresalgen. Mit Tafel X 527

Waldemar v. Wasielewski. Theoretische und experimentelle Beiträge zur Kenntniss der Amitose. II. Abschnitt. Mit 10 Textfiguren 581

Th. Weevers. Die physiologische Bedeutung einiger Glykoside 229

Arthur Weisse. Untersuchungen über die Blattstellung an Cacteen und anderen Stamm-Succulenten, nebst allgemeinen Bemerkungen über die Anschlussverhältnisse am Scheitel. Mit Tafel VIII und IX 343

Ueber die Wirkung des Aethers und Chloroforms auf die Reizbewegungen der Mikroorganismen.

Von

W. Rothert.

Mit 2 Textfiguren.

I. Einleitendes. Versuchsmaterial. Methoden.

Seitdem die anästhesirende Wirkung des Aethyläthers und Chloroforms entdeckt worden ist, haben die Narcotica[1]) nicht aufgehört, das Interesse der Physiologen zu erregen. Die Narcotica, zu denen nach neueren Untersuchungen (cf. Overton, XIV) wohl die Mehrzahl der indifferenten organischen Substanzen gehört, sind physiologisch dadurch charakterisirt, dass sie in geeigneter Concentration die vitalen Processe sistiren, welche Wirkung jedoch durch Entfernung des Narcoticums aus dem Organismus wieder rückgängig gemacht wird; erst in höherer Concentration, oder wofern specifische Nebenwirkungen vorliegen, wirken die Narcotica auf die Dauer schädigend resp. tödtlich. Nach den gegenwärtigen, freilich noch sehr lückenhaften Kenntnissen scheint sich diese zeitweilig lähmende Wirkung der Narcotica auf sämmtliche Organismen und auf sämmtliche eigentlich vitalen Functionen (doch wohl mit Ausnahme der Athmung) zu erstrecken, während diejenigen Erscheinungen, welche nur indirect von der Lebensthätigkeit abhängig sind (wie die osmotischen Processe, die durch Enzyme bewirkten chemischen Umsetzungen), von ihnen nicht direct beeinflusst werden;

1) Nach dem Vorgange neuerer Physiologen (z. B. Overton) ziehe ich die Bezeichnungen Narcotica und Narkose den gebräuchlicheren Namen Anästhetica und Anästhese vor, weil Anästhese eigentlich nur „Unempfindlichkeit" bedeutet, während die Wirkung der fraglichen Substanzen eine viel allgemeinere ist; die Anästhese ist demnach nur eine Theilerscheinung der Narkose.

daraufhin nannte Claude Bernard (I, p. 253) die Narcotica „les réactifs naturels de toute substance vivante".

Bezüglich der höheren Thiere ist festgestellt worden, dass die verschiedenen Organe und Gewebe sich ungleich leicht narcotisiren lassen; am ehesten (d. i. bei der geringsten Concentration des Narcoticums) unterliegt der Narkose das Centralnervensystem des Gehirns, dann (in bestimmter Reihenfolge) die übrigen Theile des Nervensystems, die Muskeln, die Flimmerzellen; in entsprechender Reihenfolge werden also auch die an diese Organe gebundenen specifischen Lebensfunctionen suspendirt. Dies ist eine fundamentale Thatsache; gerade auf dieser Gradation ihrer Wirkung, auf der Möglichkeit, nach Wunsch einen kleineren oder grösseren Complex von Lebensfunctionen zu eliminiren, beruht in erster Linie die hervorragende Bedeutung der Narcotica sowohl für die praktische Medicin, wie für die physiologische Wissenschaft. Bei den höheren Thieren dürfte sich diese quantitativ ungleiche Wirkung der Narcotica vielleicht durch die chemische oder physikalische Verschiedenheit des Protoplasmas der einzelnen Organe und Gewebe erklären lassen[1]). Von hohem Interesse scheint mir nun die Frage zu sein, ob eine ähnliche Abstufung der Narkose auch bei den Pflanzen und bei den Protisten besteht, wo die Differenzirung und Arbeitstheilung nicht so weit gegangen ist, wo die verschiedenartigsten Functionen in demselben Organ, meist sogar in derselben Zelle vereinigt zu sein pflegen? Abgesehen von dem allgemeinen Interesse dieser Frage wäre eine positive Lösung derselben auch insofern von Bedeutung, als sie uns eine wichtige, vielfach sogar unersetzbare Methode zur Analyse der Lebenserscheinungen in die Hand geben würde; mit Hilfe partieller Narkose könnten wir alsdann solche Einzelfunctionen und Eigen- [redacted]

auf die anderen eliminiren, ihren Causalzusammenhang prüfen, und so zur Lösung einer Reihe wichtiger physiologischer Probleme, besonders aus dem Gebiete der Reizphysiologie, beitragen. Es könnte z. B. erwartet werden, dass bei den Pflanzen und den niedersten Organismen die Empfindlichkeit[1]) für äussere Reizanlässe sich durch Narcotica leichter wird sistiren lassen, als andere Lebenserscheinungen; es müsste alsdann möglich sein, die Organismen resp. ihre Theile durch partielle Narkose unempfindlich zu machen (zu anästhesiren), ohne diejenigen Functionen (Wachsthum, Bewegung etc.) zu unterdrücken, mittels welcher die Reizreactionen ausgeführt zu werden pflegen.

Leider sind unsere Kenntnisse über die Anästhese bei den Pflanzen noch sehr unbefriedigend. Zwar wurden Versuche über den Einfluss des Aethers und Chloroforms auf die Reizbarkeit von Pflanzen schon sehr bald nach der Entdeckung der anästhesirenden Wirkung dieser Substanzen ausgeführt[2]), und die Zahl der seitdem erschienenen Arbeiten, in denen solche Versuche mitgetheilt werden, ist eine sehr stattliche. Aber diese Versuche beziehen sich theils nur auf exceptionelle Erscheinungen (Bewegungen der *Mimosa*, der Berberideen-Filamente und ähnliche Fälle), theils sind es lose, gelegentliche Versuche, welche nicht den Zweck der betr. Arbeiten bilden; eine Reihe neuerer Arbeiten endlich beschäftigt sich theils mit den narkotischen Wirkungen auf verschiedene Lebenserscheinungen (vor allem die Plasmaströmung), jedoch mit Ausschluss der Reizerscheinungen, theils mit der erregenden Wirkung des Aethers auf gewisse Lebensprocesse vornehmlich chemischen Charakters, d. i. also mit einer Wirkung, welche nicht ins Gebiet der Narkose gehört. Eine Besprechung dieser sehr zerstreuten Literatur würde viel Raum beanspruchen und doch für den Gegenstand der vorliegenden Mittheilung belanglos sein. Eine systematische, von allgemeinen Gesichtspunkten ausgehende Untersuchung über die Narkose und speciell auch die Anästhese der Pflanzen liegt bisher noch nicht vor. Dementsprechend fehlt es auch an allgemeineren Resultaten, und speciell bezüglich der oben aufgeworfenen Frage, ob es bei den Pflanzen eine ähnliche Gradation der Narkose giebt,

1) Ich benutze diesen relativ kurzen Ausdruck durchgängig als gleichbedeutend mit Perceptionsfähigkeit = Empfindungsvermögen = Sensibilität.

2) Die ersten, anscheinend nur wenig bekannten einschlägigen Mittheilungen sind diejenigen von Clemens (II, III) und Marcet (XI) aus den Jahren 1847 und 1848. Die anästhesirende Wirkung des Aethyläthers wurde im Jahre 1846 entdeckt.

wie bei den höheren Thieren, besitzen wir bisher nur ganz wenige, lose Angaben. Erwähnenswerth ist hier nur die Beobachtung Bert's (XX, 30), dass bei *Mimosa* durch Aetherisirung die sog. Reizbarkeit sistirt wurde, während die periodischen Bewegungen fortdauerten.

Noch weniger wissen wir über die Narkose bei den niederen Organismen. Untersucht sind in dieser Hinsicht nur sehr wenige Vertreter derselben, und festgestellt wurde nur soviel, dass durch Aether und Chloroform ihre Entwickelung und gewisse Lebenserscheinungen (die Bewegung bei Infusorien, die Gährung bei Saccharomyceten) unterdrückt werden können. Ueber den Einfluss der Narcotica auf die Reizbarkeit niederer Organismen sind mir nur einige Versuche von Elfving (VI) bekannt, welche sich auf die Drehung des Chloroplasten von *Mesocarpus* unter dem Einfluss des Lichtes und auf die Phototaxis von *Chlamydomonas* beziehen; die Reizbarkeit von *Mesocarpus* konnte durch geeignete Aetherdosen sistirt werden, ohne den Organismus zu schädigen; die Beobachtungen Elfving's an *Chlamydomonas* sollen in den speciellen Capiteln besprochen werden.

Ich trug mich bereits seit längerer Zeit mit der Absicht, die oben gekennzeichnete Lücke auszufüllen, d. i. die Einwirkung der Narcotica auf die Lebenserscheinungen der Pflanzen, vor allem auf deren Reizerscheinungen im weiteren Sinne des Wortes, zu untersuchen. Ich konnte diese Aufgabe unter günstigen Bedingungen in Angriff nehmen, als sich mir im Jahre 1900 die Gelegenheit bot, mehrere Monate im Leipziger Botanischen Institut zu arbeiten; ich möchte nicht verfehlen, bei dieser Gelegenheit Herrn Geheimrath Prof. Dr. Pfeffer meinen besten Dank für das mir erwiesene liebenswürdige Entgegenkommen auszudrücken. Die be- [redacted]



Auf den Rath des Herrn Geheimrath Pfeffer hatte ich mich entschlossen, mit der Untersuchung der beweglichen Mikroorganismen zu beginnen, weil dieselben in gewisser Hinsicht ein besonders günstiges Material für derartige Untersuchungen darstellen. Ihr grosser Vorzug vor den meisten anderen pflanzlichen Objecten besteht in der Schnelligkeit, mit welcher sie auf Reizanlässe reagiren; die tactischen Ansammlungen kommen günstigenfalls in einer bis zu wenigen Minuten zu Stande, manchmal wird das Eintreten der Reaction sogar momentan bemerklich; verfügt man also über ein gutes Material von Mikroorganismen, so kann man in kurzer Zeit eine ganze Reihe von Versuchen ausführen. Beim Arbeiten mit Substanzen, welche auf die Dauer schädlich wirken können, ist dies offenbar ein ganz wesentlicher Vortheil.

Es stellte sich nun aber alsbald heraus, dass es nichts weniger als leicht ist, ein für meine Zwecke hinreichend gutes Material von beweglichen Mikroorganismen zu beschaffen. Bei den Schwierigkeiten, denen ich in dieser Hinsicht begegnete, muss ich etwas verweilen, um der Kritik vorzubeugen, die anderenfalls an meiner Auswahl der untersuchten Organismen und an der Vollständigkeit der Versuche geübt werden könnte.

Das Kriterium für die Existenz der Empfindlichkeit bildet bei den zu untersuchenden Reizerscheinungen meist das Zustandekommen von localen Ansammlungen der Mikroorganismen; eine sichere Entscheidung, ob die Empfindlichkeit aufgehoben ist oder nicht, ist natürlich nur dann zu treffen, wenn diese Ansammlungen so ausgesprochen sind, dass ein Zweifel bezüglich ihrer Existenz nicht möglich ist. Da die Reaction durch Vermittelung der Bewegung ausgeführt wird, so hängt ihr Zustandekommen nicht bloss von der Empfindlichkeit des Organismus, sondern auch von dessen Beweglichkeit ab. Nun wird aber, wie vorgreifend bemerkt sein mag, bei den meisten untersuchten Organismen die Empfindlichkeit erst bei solchen Dosen der Narcotica sistirt, welche auch die Beweglichkeit mehr oder weniger herabsetzen oder sie bei einem Theil der Individuen sogar ganz aufheben. Damit die Versuche trotzdem entscheidende Resultate liefern können, muss dieser ungünstige Umstand durch besonders günstige Beschaffenheit des Materials compensirt werden, mit dem experimentirt wird. Das Material muss erstens sehr reichlich sein, d. i. der Tropfen des Präparates muss soviel Individuen enthalten, dass der Procentsatz derselben, welcher hinreichend beweglich zur Ausführung einer

schnellen Reaction bleibt, eine absolut nicht zu geringe Menge bildet. Zweitens müssen die Organismen unter normalen Bedingungen eine möglichst hohe und zugleich möglichst gleichmässige Beweglichkeit und Empfindlichkeit haben; das Versuchsmaterial darf keine oder doch nur relativ wenige unempfindliche Individuen enthalten. Material von Mikroorganismen zu finden, welches alle diese Eigenschaften besitzt und sie hinreichend lange Zeit beibehält, erwies sich als so schwer, dass der grösste Theil meiner Zeit durch fruchtloses Suchen oder durch Versuche, welche in Folge ungenügender Beschaffenheit des Materials zu keinem befriedigenden Abschluss geführt werden konnten, in Anspruch genommen wurde.

Störend ist vor allem die auffallende Inconstanz der Empfindlichkeit der Mikroorganismen, welche ich bereits in einer früheren Mittheilung (XVIII, p. 416 ff.) besprochen und durch Beispiele illustrirt habe. Material, welches heute vorzüglich chemotactisch oder phototactisch ist, kann sich morgen schon als unbrauchbar erweisen. Besonders auffallend und räthselhaft war mir das Verhalten von *Spirillum undula*, dieses classischen Objectes für Chemotaxis und Osmotaxis, an welchem Pfeffer (XV) seine berühmten Untersuchungen ausgeführt hat, und mit dem auch ich selbst in früheren Jahren die Pfeffer'schen Versuche erfolgreich wiederholte; obgleich ich dieses Object mehrmals von demselben Ort und auf dieselbe Weise züchtete, wie Pfeffer, erwies es sich diesmal stets so wenig empfindlich oder gar ganz unempfindlich, dass ich es nicht verwenden konnte.

Was die Reichlichkeit des Materials anbetrifft, so bietet dieser Punkt keine Schwierigkeiten bei denjenigen Bakterien, welche auf den üblichen festen Nährböden gut wachsen und folglich leicht rein kultivirt werden können. Aber unter diesen Bakterien sind nur wenige hinreichend chemotactisch und aërotactisch; ich konnte aus dieser Kategorie nur einige Termo-Formen verwerthen, welche ich aus Mischkulturen isolirte. Weit häufiger finden sich die gewünschten physiologischen Eigenschaften bei solchen Bakterien, deren Reinkultur bisher nicht gelungen ist (Spirillen, den grossen Sumpfwasser-Bacillen u. a.), sowie bei den ebenfalls nicht reinkultivirbaren Flagellaten. Zur Züchtung solcher Organismen benutzte ich Wasser mit etwas Schlamm aus dem Freilandbassin des Leipziger Botanischen Gartens oder aus Lachen in der Umgegend der Stadt; der Zusatz eines Regenwurmes, einer Schnecke, von

Stengelstücken oder Samen in gekochtem Zustande, sowie die Anwesenheit von in Fäulniss übergehenden Fadenalgen, liess eine reichliche und verschiedenartige Flora von Mikroorganismen zur Entwickelung gelangen, welche neben Flagellaten und Fäulnissbakterien stets auch verschiedene Spirillen, grosse Bacillen u. a. enthielt; die Zusammensetzung der Flora wechselte mit der Zeit, wobei gewöhnlich bestimmte Arten zeitweilig in grosser Menge auftraten, um dann allmählich oder auch fast plötzlich zu verschwinden und anderen Arten Platz zu machen, und so weiter bis zur Erschöpfung des Substrates. Von diesen Kulturen wurden andere abgeleitet, indem etwas Flüssigkeit aus ihnen zu Wasser mit verschiedenen gekochten Objecten zugesetzt wurde. Derartige Mischkulturen führte ich in grosser Zahl, und prüfte des Oefteren die gerade dominirenden Organismen auf ihre Brauchbarkeit für meine Zwecke. Wurde ein Organismus brauchbar befunden, d. h. war er reichlich vorhanden und zugleich hinreichend empfindlich, so galt es sofort die ganze erforderliche Versuchsserie mit ihm auszuführen, denn bereits am folgenden Tage konnte er zurückgetreten oder wenig empfindlich geworden sein; denselben Organismus ein anderes Mal wieder in brauchbarem Zustande zu erhalten, gelang fast niemals.

Einen noch mehr zufälligen Charakter trug die Gewinnung des Versuchsmaterials an grünen Mikroorganismen. Meist erhielt ich auch diese aus den beschriebenen Mischkulturen, wo sie manchmal auftraten, nachdem die organischen Substanzen fast erschöpft waren und die Bakterienentwickelung zu Ende ging; sie entwickelten sich hier zuweilen recht reichlich, doch dauerte das meist nur kurze Zeit. Waren die grünen Organismen phototactisch genug, um am Lichtrande des Gefässes einen deutlichen grünen Saum zu bilden, so wurde Wasser von dieser Stelle mittels Pipette in ein Uhrglas übertragen; nach erneuter Ansammlung übertrug ich aus dem Uhrglas kleine Tropfen auf Deckgläser, welche zur Herstellung von Feuchtkammerpräparaten dienten. So wurden die Organismen allmählich concentrirt und genügend reichhaltige Präparate erhalten, welche günstigenfalls mehrere Tage lang zu Versuchen benutzt werden konnten.

Aus dem Mitgetheilten ersieht man, dass die Auffindung brauchbaren Untersuchungsmaterials Sache des Zufalls war; ich habe eine grosse Reihe verschiedener Mikroorganismen durchprobirt, aber nur mit wenigen brauchbare Resultate erzielt. Es sind

folgende: Mehrere recht verschiedene Vertreter der Bakterien (für Chemotaxis und Aërotaxis), die Flagellate *Trepomonas agilis* (Chemotaxis), Zoosporen von *Saprolegnia* (Chemotaxis), *Euglena viridis* und einige *Volvocineeae* (Phototaxis). Es ist das nicht viel, jedenfalls weniger, als ich gewünscht hätte; doch glaube ich, dass die Untersuchung zahlreicherer und verschiedenartigerer Mikroorganismen kaum etwas Wesentliches zu den erzielten allgemeinen Ergebnissen hinzufügen könnte.

Bevor ich zu den benutzten Methoden übergehe, muss ich einige Worte über die Dosirung des Aethers und Chloroforms sagen. Als Ausgangsmaterial dienten gesättigte Lösungen beider Substanzen in Leitungswasser, welche mit einem Ueberschuss von Aether resp. Chloroform aufbewahrt wurden[1]); diese gesättigten Lösungen wurden in einem kleinen Messcylinder schnell mit bestimmten Mengen von Leitungswasser vermischt, und die Gemische wurden in fast ganz gefüllten, gut verkorkten Fläschchen gehalten, um die Verflüchtigung der Narcotica möglichst zu verhindern; trotzdem änderten die verdünnten Lösungen mit der Zeit ihre Concentration und mussten öfters erneuert werden. Die Concentration der benutzten Lösungen war in Procenten des gesättigten Aetherwassers (AW) resp. Chloroformwassers (CW) ausgedrückt, und so werde ich sie in der vorliegenden Mittheilung abgekürzt bezeichnen; 1 % AW z. B. enthält also nicht etwa 1 % Aether, sondern 1 % gesättigten Aetherwassers. Bezüglich der absoluten Stärke der Ausgangslösungen habe ich keine befriedigenden Daten finden können; ich fand nur die Angaben, dass Aether sich bei 17° in 12 Theilen Wasser löst, und dass bei 0° resp. bei 41,6° gesättigte Lösungen von Chloroform 0,987 % resp. 0,712 % desselben enthalten[2]); demnach enthalten die bei Zimmertemperatur gesättigten Lösungen etwas über 8 % Aether und ca. 0,85 % Chloroform; unbekannt bleibt hierbei, ob die angegebenen Zahlen

1) Da Chloroform sich am Licht unter Bildung von HCl zersetzt, was in meinen Versuchen eine schlimme Fehlerquelle bilden könnte, so wurde das Chloroformwasser dunkel aufbewahrt, und ein hineingelegtes Stückchen Lakmuspapier zeigte den Mangel der Säurebildung an.

2) Kunkel, Handbuch der Toxicologie (1899), Bd. I, p. 428 und 435.

Gewichts- oder Volumprocente sind[1]). Uebrigens sind die genauen Werthe für uns nebensächlich, da nach den Versuchsbedingungen die auf die Organismen wirkenden Concentrationen ohnehin nur annähernd angegeben werden können; für unsere Zwecke kommt es aber auch nicht darauf an, die absoluten Dosen der Narcotica zu kennen, welche diese oder jene Wirkung auf die Organismen haben, es genügt vielmehr die annähernde Kenntniss der relativen Werthe.

In allen Versuchen musste mit der grossen Flüchtigkeit beider Narcotica als mit der vornehmlichsten Fehlerquelle gerechnet werden. Aus offenen Tropfen ihrer wässerigen Lösungen verflüchtigen sich beide weit schneller, als man geneigt sein könnte zu erwarten; nach 15—30 Secunden, höchstens nach 1 Minute, sind sowohl Aether wie Chloroform soweit verschwunden, dass sie gar keine physiologische Wirkung mehr ausüben, man kann also sagen, dass sie praktisch vollkommen verschwunden sind. Meine ersten Versuche, in denen ich mit dieser Thatsache nicht genügend gerechnet hatte, führten zu ganz unrichtigen Schlüssen und mussten einfach verworfen werden. In Anbetracht dessen halte ich es für nothwendig, auf die später von mir angewandten Versuchsanstellungen einzugehen, um zu zeigen, dass und wie die obige Fehlerquelle ausgeschlossen wurde.

Die Behandlung der Organismen mit den Lösungen der Narcotica geschah meist wie folgt. Ich benutzte kleine Cylindergläschen mit flachem Boden von ca. 5 cm Länge und 5 mm Durchmesser, welche durch entsprechende, mittels Korkbohrer ausgebohrte Korke fest verschlossen werden konnten; durch Anbringung von Marken in Abständen von 1 oder $^1/_2$ cm wurden die Gläschen annähernd calibrirt. Mittels Capillarpipette wurde in ein solches Gläschen zunächst die Flüssigkeit mit den Organismen bis zur Höhe von 2 cm eingefüllt, und dann mittels einer anderen Capillarpipette ebensoviel einer Lösung des Narcoticums von der doppelten gewünschten Stärke zugesetzt (um z. B. die Organismen in 10 % AW zu bekommen, wurden zu 2 cm der Kulturflüssigkeit 2 cm 20 % AW gegeben); die auf solche Weise zu $^4/_5$ gefüllten Gläschen wurden sofort verkorkt, behufs gleichmässiger Mischung

1) Nachträglich finde ich in der neuen Arbeit Overton's (XIV, p. 90 und 98) Daten, welche von den Kunkel'schen nicht unerheblich abweichen; nach Overton lösen 100 g Wasser (bei 17°) ca. 6,7 g Aether und (bei 20°) 0,72 g Chloroform.

des Inhalts einige Mal umgewendet und in liegender oder umgekehrter Stellung aufbewahrt. Unter diesen Bedingungen konnte eine Verflüchtigung des Narcoticums höchstens in ganz unbedeutendem Maasse stattfinden.

Präparate auf Objectträgern. Nach einiger Zeit wurde mittels Capillarpipette ein Tropfen des Gemisches aus dem Gläschen auf einen Objectträger übertragen und sofort mit Deckglas bedeckt, welches durch einige Deckglassplitter unterstützt war; so war die Flüssigkeitsschicht hinreichend dick, um eine Capillare in dieselbe hineinschieben zu können, und zugleich von gleichmässiger Dicke, was die Wahrscheinlichkeit störender Strömungen verminderte. Besondere Maassregeln gegen die Verflüchtigung des Narcoticums aus so hergestellten Präparaten erwiesen sich in der Praxis als unnöthig, denn die Wirkung des Narcoticums auf die Organismen blieb in den centralen Theilen des Präparates während einer weit längeren Zeit (1/2 Stunde und mehr), als für die Ausführung der Versuche erforderlich war, unverändert.

Für chemotactische Versuche bediente ich mich der bekannten Pfeffer'schen Capillaren. Behufs Füllung wurden sie in einem Uhrglas mit Fleischextractlösung[1]) erwärmt, bis ein Theil der sich ausdehnenden Luft in Form einer Blase aus den Capillaren austrat, worauf bei der Abkühlung der vordere Theil derselben sich mit der Lösung füllte; diese Art der Injection der Capillaren ist einfacher und schneller, als diejenige mittels Evacuiren unter der Luftpumpe. Nach erfolgter Abkühlung wurden die Capillaren in H_2O abgeschwenkt und unter das Deckglas der soeben in der oben beschriebenen Weise hergestellten Präparate geschoben, so dass ihre offene Mündung etwa im Centrum des Präparates sich befand. Waren die chemotactischen Organismen zahlreich genug und hinreichend beweglich, und war ihre Empfindlichkeit nicht suspendirt, so begann sofort die Ansammlung, und der weitere Verlauf der Erscheinung konnte gleichzeitig auch über das osmotactische[2]) Verhalten des Organismus Aufschluss geben. Waren hingegen die untersuchen Organismen nicht genügend zahlreich oder zu langsam beweglich, um bald eine deutliche Ansammlung bilden zu können, so brauchte diese nicht abgewartet

1) Da es für meine Zwecke gleichgiltig war, durch welchen Stoff die Chemotaxis veranlasst wird, so operirte ich stets mit neutralisirtem Fleischextract als dem universellsten proschemotactischen Reizmittel.

2) Allgemeines über die Osmotaxis siehe Rothert, XVIII, p. 406 ff.

zu werden, sondern es konnte die Beobachtung der einzelnen Individuen, welche in die Nähe des Capillarmundes kamen, hinreichenden Aufschluss darüber gewähren, ob die chemotactische Empfindlichkeit erhalten war oder nicht; ist das Individuum unempfindlich, so geht es ganz unbehelligt an der Capillarmündung vorüber, — ist es empfindlich, so führt es die ihm eigenthümliche Reaction aus[1]). Diese Untersuchungsweise ist natürlich nur dann anwendbar, wenn der Organismus nicht allzu klein ist (also z. B. nicht bei Fäulnissbakterien, wohl aber schon bei den meisten anderen von mir untersuchten Bakterien); sie hat den Vortheil, dass sie es zu erkennen gestattet, wenn auch nur ein gewisser Theil der Individuen unempfindlich geworden ist.

In diesen Versuchen musste mit einer möglichen, wenn auch nicht gerade wahrscheinlichen Fehlerquelle gerechnet werden, nämlich mit der Möglichkeit einer chemotactischen oder osmotactischen Wirkung der Narcotica selber, die in der Präparatflüssigkeit, aber nicht in der Capillare anwesend waren. Es ist denkbar, dass das Zustandekommen einer Ansammlung in der Capillarmündung nicht die Folge der erhalten gebliebenen Proschemotaxis gegen Fleischextract, sondern die Folge von Apochemotaxis oder Aposmotaxis gegen das Narcoticum wäre, welche Eigenschaften die Organismen nach Orten führen könnten, wo das Narcoticum fehlt (cf. Pfeffer, XV, p. 621, am Schluss der Seite). Wenn umgekehrt eine Ansammlung ausbleibt, so ist das nicht nur dadurch erklärbar, dass die Proschemotaxis gegen Fleischextract durch das Anästheticum aufgehoben wurde, sondern auch dadurch, dass auch das Narcoticum eine proschemotactische Wirkung ausübt, welche der gleichen Wirkung des Fleischextractes das Gleichgewicht hält. Die Berechtigung dieser Zweifel kann erstens in der Weise geprüft werden, dass man Capillaren verwendet, welche

1) Hier muss kurz daran erinnert werden, dass die Reactionsweise verschiedener Organismen principiell verschieden ist. Die einen (*Trepomonas*, *Saprolegnia*-Zoosporen) erfahren durch den einseitigen Zutritt des Reizmittels eine Richtungsänderung, sodass sie sich direct dem Capillarmund zuwenden (strophische Chemotaxis). Die Bakterien hingegen werden, wie ich (XVIII, p. 388 ff.) gezeigt habe, nicht durch den einseitigen Zutritt, sondern durch den Concentrationsabfall des Reizmittels gereizt; sie gehen an dem Capillarmund anscheinend gleichgiltig vorbei, kehren aber in einiger Entfernung von demselben um, und fahren so fort in einer begrenzten Sphäre vor dem Capillarmund hin- und herzugehen, bis sie zufällig in diesen selbst gelangen (apobatische Chemotaxis). Ob ein Individuum chemotactisch empfindlich ist oder nicht, ist also hier daraus zu entnehmen, ob es nach dem Passiren des Capillarmundes umkehrt oder nicht.

neben Fleischextract auch noch das Narcoticum in gleicher Concentration, wie in der Aussenflüssigkeit, enthalten; alsdann ist offenbar jegliche tactische Reizwirkung des Narcoticums ausgeschlossen. Derartige Controllversuche habe ich wiederholt mit fast allen untersuchten Objecten ausgeführt, stets mit dem Ergebniss, dass der Zusatz des Narcoticums zur Capillarflüssigkeit das übliche Resultat nicht beeinflusste. Obgleich dies bereits hinreichend die obige Fehlerquelle ausschloss, hielt ich es doch für angezeigt, auch direct zu prüfen, ob Aether und Chloroform überhaupt tactische Reizwirkungen auf die untersuchten Organismen ausüben. Zu diesem Zwecke wurden in Präparate ohne Zusatz der Narcotica Capillaren eingeführt, welche 1. Lösungen von Aether resp. Chloroform der auch sonst benutzten Concentrationen, 2. Gemische dieser Lösungen mit Fleischextract enthielten: erstere mussten die proschemotactische, letztere die apochemotactische und aposmotactische Wirkung der Narcotica an den Tag bringen, wofern dieselbe existirt. Diese Versuche ergaben nur bei einem der in meinen Versuchen benutzten Objecte (*Amylobacter*) eine deutliche Chemotaxis, sowohl + wie —, gegen Aether[1]), in allen übrigen Fällen war das Resultat negativ; Osmotaxis gegen Aether wurde nie beobachtet[2]), und Chloroform blieb stets wirkungslos. Die Füllung der Capillaren mit den Lösungen der Narcotica resp. den Gemischen derselben mit Fleischextract erforderte ein besonderes Verfahren, welches bereits in meiner früheren Arbeit (XVIII, p. 380) beschrieben ist.

Bei Versuchen über den Einfluss der Narcotica auf die Aërotaxis darf man natürlich keine Schlüsse aus dem Verhalten der Organismen in der Nähe des Randes der Präparate ziehen, da hier das Narcoticum sich verflüchtigt haben kann; als Sauerstoffquelle darf man vielmehr nur Luftblasen im centralen Theil des Präparates benutzen. Nun verbleiben aber bei der Herstellung der Präparate nur ausnahmsweise Luftblasen von geeigneter Grösse an der gewünschten Stelle; durch wiederholtes Abnehmen und Wieder-

---

1) Näheres über diese bemerkenswerthe Thatsache habe ich bereits an anderer Stelle mitgetheilt (XVIII, Cap. IV und V).

2) Dies kann auf den ersten Blick merkwürdig erscheinen, in Anbetracht des recht hohen osmotischen Druckes der benutzten, bis zu mehreren %, Aether enthaltenden Lösungen. Die Sache erklärt sich indess durch die überaus leichte Permeabilität des lebenden Protoplasmas für Aether, in Folge deren Aether weder plasmolytisch noch osmotactisch wirksam sein kann (cf. Overton, XII, p. 23, und Rothert, XVIII,

auflegen des Deckglases würde man sie zwar schliesslich sicher erhalten, dies ist aber für unseren Zweck unzulässig, da schon bei einmaligem Aufheben des Deckglases die Narcotica sich aus der flachen Flüssigkeitsschicht grossentheils verflüchtigen. Ich nahm daher zu folgendem Verfahren meine Zuflucht. Eine lange Capillare wurde so unter das Deckglas geschoben, dass ihr offenes Ende nahe dem Centrum des Präparats zu liegen kam, während das andere, zugeschmolzene Ende um ca. 5—10 mm über den Rand des Objectträgers hinausragte; dieses Ende wurde für kurze Zeit mittels einer Flamme erwärmt, bis in Folge der Ausdehnung der Luft ein oder einige Luftbläschen aus der Mündung der Capillare in die Flüssigkeit des Präparates hinaustraten, worauf dann die Capillare entfernt wurde. Dass die so erhaltenen Luftbläschen eine zu hohe Temperatur besitzen, ist nicht zu befürchten, da sie aus dem vorderen Theil der Capillare stammen, welcher nicht direct erwärmt wird und zudem rings von Flüssigkeit umgeben ist. — Die aërotactische Ansammlung um die Luftbläschen beginnt natürlich erst dann, wenn der in der Flüssigkeit des Präparates gelöste Sauerstoff durch die im Präparat befindlichen Organismen grossentheils consumirt worden ist, und dies muss erfolgen, bevor noch der Sauerstoff aus den Luftbläschen in die umgebende Flüssigkeit hinausdiffundirt ist, denn sonst sind die Bedingungen für Aërotaxis nicht gegeben. Aus diesen Gründen ist es bei aërotactischen Versuchen in noch höherem Grade als bei den chemotactischen erforderlich, dass sich im Präparat möglichst zahlreiche Organismen befinden, die den vorhandenen Sauerstoff möglichst schnell verbrauchen. Ich betrachtete nur solches Material als brauchbar, welches (ohne Narcoticum) den Beginn der aërotactischen Ansammlung in höchstens wenigen Minuten nach Herstellung des Präparates erkennen liess.

Zur sicheren Beurtheilung der Wirkung des Narcoticums ist es in allen Fällen erwünscht, Controllpräparate (ohne das Narcoticum) zum Vergleich zu haben. Ich habe schliesslich das folgende Controllverfahren als das beste adoptirt: Aus dem Gläschen, wo sich das bereits mit dem Narcoticum vermischte Material befand, wurden auf denselben Objectträger zwei gleich grosse Tropfen übertragen. Der eine Tropfen wurde sofort mit Deckglas bedeckt (Versuchspräparat, *A*), der zweite Tropfen blieb 20—60 Secunden offen (während welcher Zeit sich das Narcoticum erfahrungsgemäss soweit verflüchtigt, dass es keine physiologische

Wirkung mehr ansieht) und wurde dann erst bedeckt (Controll-
präparat, Fig. [illegible]), darauf wurden in beide Präparate Capillaren mit
Narcoticumlösung resp. Luftbläschen eingeführt. So waren die
beiden Präparate in jeder Hinsicht genau gleich, einbegriffen die
umfangreiche Wirkung des Narcoticums, und der Unterschied beider
bestand nur in der Entfernung des Narcoticums aus dem Präpa-
rat [illegible]. Die momentan ausführbare Vergleichung des Verhaltens der
Organismen in beiden Präparaten gestattete mit voller Sicherheit
nicht nur die qualitativen, sondern auch gröbere quantitativ
Aenderungen zu bemerken, welche die Eigenschaften der Orga
nismen durch das Narcoticum erfahren. — Meist wurde überdie
noch eine andere Art der Controlle angewandt: Nachdem i
Präparat A die Wirkung des Narcoticums sich hinreichend gezeig
hatte, wurde auch von diesem Präparat das Deckglas für so lang
Zeit abgenommen, dass das Narcoticum sich verflüchtigen konnt
und hierauf wurde die Rückkehr des Organismus zu seinen normale
Eigenschaften beobachtet. Während der ersten Periode mein
Untersuchungen benutzte ich nur diese zweite Art der Controll
die schliesslich auch ausreichend ist.

Die bisher behandelte Versuchsanstellung (in mit Deckg
bedeckten Präparaten) war nicht in allen Fällen anwendbar. Ein
Objecte, z. B. *Saprolegnia*-Zoosporen, reagiren unter Deckg
weniger gut als in offenem Tropfen. Nicht anwendbar war di
Methode ferner bei den Versuchen über Phototaxis, denn
phototactisch nach dem Rande des Präparates steuernden O
nismen würden hier an Orte gelangen, wo das Narcoticum
grossentheils verflüchtigt haben konnte. Auch war das Ma
der phototactischen Organismen nicht reichlich genug, als das
es hätte durch Vermischung mit Lösungen der Narcotica verd
dürfen. In solchen Fällen stellte ich die Versuche in H
tropfen in einer Feuchtkammer an. Die Feuchtkamme
standen aus Glasringen von ca. 8 mm Höhe, welche mittels C
balsam oder geschmolzenem Paraffin auf Objectträger auf
waren; das Deckglas mit dem Hängetropfen, welcher di
nismen enthielt, wurde mittels geschmolzenen Vaselins
Rand des Glasringes luftdicht befestigt. Unmittelbar
eben des Deckglases wurde die Lösung des N
Pipette soweit in die Feuchtkammer eingefüllt,
ganz davon bedeckt war. Die Dämpfe des N
rden von dem Hängetropfen absorbirt und der letzt

sich damit, bei seinem relativ sehr geringen Volumen, sehr bald in gleichem Grade wie die Flüssigkeit am Boden der Feuchtkammer; nach der physiologischen Wirkung auf die Organismen zu urtheilen, trat Gleichgewicht der Concentration in der ganzen Feuchtkammer schon nach 1—2 Minuten ein. Zur Controlle dienten Feuchtkammern, welche am Boden Leitungswasser enthielten. — Ein Mangel dieser Feuchtkammern besteht darin, dass sie ein Quantum Luft enthalten, welches das Volumen der eingefüllten Lösung um das Mehrfache übertrifft; da diese Luft ebenfalls Dämpfe des Narcoticums aufnimmt, so wird die wirkende Concentration des letzteren geringer sein als die anfängliche. Den Grad dieser Verminderung zu bestimmen, wäre sehr umständlich; sicher ist nur, dass es keine zu vernachlässigende Grösse ist. Das schadet zwar weiter nicht, nur ist zu berücksichtigen, dass die angegebenen Concentrationen der Narcotica bei dieser und bei der vorigen Versuchsanstellung nicht untereinander vergleichbar sind. Dazu kommt noch, dass Canadabalsam, Paraffin und Vaselin in Chloroform und theilweise auch in Aether löslich sind, dass also diese Kitte die Narcotica absorbiren und sie allmählich der Feuchtkammer entziehen können; in der That wurde manchmal nach einiger Zeit ein Schwächerwerden der Lösung in der Feuchtkammer bemerkt. Geeignete Kittsubstanzen, die in Aether und Chloroform unlöslich wären, habe ich leider nicht finden können.

Noch andere Versuchsanstellungen und Verfahren, welche nur in einzelnen Fällen zur Anwendung kamen, sollen im speciellen Theil bei den betr. Versuchen besprochen werden.

II. Der Einfluss der Narcotica auf Bewegung und Leben.

Die Frage über den Einfluss der Narcotica auf die Beweglichkeit der Mikroorganismen betrachtete ich nicht als Gegenstand meiner Untersuchungen. Bei den Versuchen über die anästhesirende Wirkung der Narcotica sammelte ich jedoch nolens volens auch zahlreiche Beobachtungen über die erstere Frage. Dieselben zeigten, dass die Verhältnisse hier recht complicirt liegen und zu ihrer völligen Aufklärung ein systematisches und ziemlich langwieriges Studium erfordern würden. Die von mir gewonnenen Anhaltspunkte verdienen immerhin eine summarische Besprechung.

Wie zu erwarten war, bleiben hinreichend verdünnte Lösungen der Narcotica ganz wirkungslos, während andererseits durch hin-

reichend starke Lösungen die Bewegung bei sämmtlichen untersuchten Mikroorganismen völlig sistirt werden kann. Die fraglichen Concentrationsgrenzen der Narcotica lassen sich nicht allgemein angeben und überhaupt nicht genau bestimmen, weil 1. die Resistenz gegen die Narcotica selbst bei nahe verwandten Organismen specifisch verschieden ist, 2. weil auch individuell die Resistenz sehr variirt, und 3. weil die Wirkung auf die Bewegung nicht bloss von der Concentration des Narcoticums abhängt, sondern auch eine Function der Einwirkungsdauer ist. Das sind wichtige Thatsachen, welche gleich durch Beispiele belegt werden sollen. Vorher jedoch noch einige Worte darüber, wie die Hemmung der Bewegung äusserlich zu Stande kommt. Bei sehr plötzlicher Wirkung hinreichend starker Lösungen kann die Bewegung momentan aufhören. Ist jedoch die Einwirkung nicht zu plötzlich, so kann man eine Reihe von Vorstufen beobachten; zuerst wird die fortschreitende Bewegung mehr und mehr verlangsamt, dann folgt eine drehende oder schaukelnde Bewegung (bei *Euglena* auch Metabolie) ohne Ortsveränderung, dann ein stärkeres oder leichteres Zittern, welches eventuell recht lange anhalten kann, bis schliesslich völlige Ruhe eintritt.

Ein gutes Beispiel für die specifisch verschiedene Resistenz gegen die Narcotica bieten die Fäulnissbakterien. Bei der im folgenden Capitel als *Termo* I bezeichneten Form wurde die Beweglichkeit durch 20 % Aetherwasser von Anfang an etwas vermindert, nach kurzer Zeit stark herabgesetzt und zum Theil sistirt. Ein anderes aber ganz ähnliches *Termo* blieb hingegen in 20 % Aetherwasser tagelang normal beweglich. Ein drittes *Termo* vertrug einige Stunden lang sogar gesättigtes Aetherwasser; das Bakterium wurde direct aus der Gelatinekultur in einen Hängetropfen gesättigten Aetherwassers gebracht, der in einer Feuchtkammer über ebenfalls gesättigtem Aetherwasser verblieb, worauf zunächst allgemeine lebhafte Bewegung beobachtet wurde; nach $2\frac{1}{2}$ Stunden war zwar ein grosser Theil der Individuen bereits unbeweglich, aber selbst nach 5 Stunden wurden noch ziemlich viele lebhaft schwärmend gefunden. In diesem Versuch wird sich wohl ein Theil des Aethers während der Herrichtung des Präparates verflüchtigt haben, sodass das Aetherwasser in Wirklichkeit nicht ganz gesättigt war; immerhin bietet dieses Bakterium einen Fall ungewöhnlicher Resistenz, denn alle anderen geprüften Orga-

nismen wurden bei gleicher Versuchsanstellung schon durch höchstens 60% Aetherwasser alsbald zur Ruhe gebracht.

Als zweites Beispiel seien die Volvocineen *Gonium* und *Chlamydomonas* genannt. Bei *Gonium* wurde die locomotorische Bewegung schon durch 2,5% AW alsbald merklich verlangsamt und durch 20% AW durchgängig sistirt; bei *Chlamydomonas* hingegen blieb in 20% AW die Bewegung zunächst normal, und erst durch 60% AW wurde die Bewegung bei vielen Individuen sofort sistirt. *Gonium* gehört zu den empfindlichsten, *Chlamydomonas* zu den resistentesten unter den untersuchten Organismen (abgesehen von dem oben in letzter Linie genannten *Termo*). Als relativ resistent sind ferner z. B. zu nennen *Euglena*, *Spirillum undula*, als wenig resistent *Pandorina* und die Zoosporen von *Saprolegnia*, ein mittleres Verhalten zeigt z. B. *Spirillum tenue* und die Flagellate *Trepomonas*. Nähere Angaben wird man im folgenden Capitel bei der Besprechung der einzelnen Organismen finden.

Es ist übrigens zweifelhaft, ob die specifische Resistenz gegen die Narcotica constant ist, oder ob sie nicht mit der Herkunft des Materials und vielleicht auch den äusseren Bedingungen variiren kann. So fand ich einmal *Bacillus Solmsii* relativ resistent, er vertrug 20% Chloroformwasser längere Zeit ganz gut. Als später *Bacillus Solmsii* in einer anderen Kultur neuerdings auftrat, erwies er sich als weit empfindlicher: schon 5% CW verlangsamte die Bewegung der meisten Exemplare, und in 20% CW wurden viele Exemplare sofort, nach einiger Zeit fast alle vollkommen unbeweglich. Diese Beobachtungen sind freilich nicht absolut beweisend für die Variabilität der specifischen Resistenz, denn es ist nicht vollkommen sicher, ob der neue *Bacillus Solmsii*, trotz äusserer Aehnlichkeit, nicht vielleicht doch eine andere Species war als der alte; man muss aber jedenfalls mit der genannten Variabilität als mit einer zu berücksichtigenden Möglichkeit rechnen.

Individuelle Differenzen der Resistenz gegen die Narcotica traten bei allen untersuchten Objecten hervor; sie pflegen auch innerhalb des nämlichen Präparates sehr erheblich zu sein. Die einen Individuen vertragen eine mehrfach grössere Concentration und eine sehr viel längere Einwirkung der Narcotica, als andere; bei mittleren Concentrationen ist es eine ganz gewöhnliche Erscheinung, dass ein Theil der Individuen lange unbeeinflusst bleibt, während andere bald mehr oder weniger stark afficirt werden.

Hierfür seien einige Belege angeführt, welche gleichzeitig auch die mit der Versuchsdauer steigende Wirkung der Narcotica[1]) illustriren.

Versuch 1. *Spirillum undula.*

Die Kulturflüssigkeit wurde in kleinen verkorkten Gläschen mit Lösungen der Narcotica vermischt, und von Zeit zu Zeit wurden Proben untersucht.

0 (zur Controlle, mit Leitungswasser vermischt). Die Spirillen bleiben andauernd normal beweglich (mit Ausnahme solcher, welche dem Objectträger angeheftet und zeitweilig in Ruhe sind; diese sind im folgenden nicht berücksichtigt).

10% AW. Nach 3 Stunden die Hauptmasse noch normal beweglich, doch einige auch unbeweglich geworden. Nach 1 Tag viele unbeweglich, viele noch normal. Bleibt bis zum 7. Tage ziemlich unverändert.

20% AW. Nach 3 Stunden die Minderzahl noch normal beweglich. Nach 1 Tag nur noch einzelne beweglich, nach 3 Tagen alles unbeweglich.

30% AW. Nach 30 Min. fast alles normal beweglich. Nach 3 Stunden die Mehrzahl bereits ruhend; eine ziemliche Anzahl noch beweglich, aber nur einzelne normal schwimmend. Auch noch nach 6 Stunden kommen normal bewegliche Exemplare vor. Nach 1 Tag alles unbeweglich.

40% AW. Nach 30 Min. die grosse Mehrzahl zur Ruhe gekommen, doch noch einzelne normal bewegliche vorhanden. Nach 3 Stunden alles unbeweglich.

25% CW. Nach einigen Minuten ein Theil unbeweglich, andere mit mehr oder weniger gehemmter Bewegung, ziemlich viele auch noch normal beweglich. Nach 3 ½ Stunden alle zur Ruhe gekommen.

---

1) Es scheint übrigens auch vorkommen zu können, dass die in einer Narcoticumlösung anfangs herabgesetzte Beweglichkeit mit der Zeit wieder gesteigert wird, was auf eine Art Gewöhnung des Organismus an das Narcoticum hinweisen würde. Ich habe dieses nur bei *Gonium* in den schwächeren Aetherlösungen (nicht in Chloroformlösungen!) beobachtet, und leider sind es auch hier nur gelegentliche, nicht weiter verfolgte Beobachtungen. In einem Versuch, wo das Material in kleinen verkorkten Gläschen mit Aetherlösungen vermischt worden war, wurden in 5% und 10% AW nach 15 Min. und ebenso nach 1 Stunde die meisten Colonien nur noch in zitternder oder drehender Bewegung gefunden, und nur wenige schwammen herum, wenn auch mit verminderter Schnelligkeit; nach 5 Stunden hingegen fand ich in 5% AW die Mehrzahl wieder ziemlich normal beweglich, und auch in 10% AW schien die Zahl der freilich nur langsam schwimmenden Colonien zugenommen zu haben; in 20% AW hatte aber die schon anfangs fast ganz erloschene Beweglichkeit jedenfalls nicht zugenommen. In einem anderen Versuch (mit Feuchtkammer-Hängetropfen) erwies sich nach 30 Min. die Beweglichkeit in allen Aetherwasser-Präparaten (2,5—10% AW) besser als anfänglich: in 2,5% AW war anfangs die Beweglichkeit nur mässig gut, später war sie fast ebenso wie im Controllpräparat; in 10% AW wurden anfangs nur wenige Colonien schwach schwimmend gefunden, während später ziemlich viele passabel beweglich wurden. — In diesem letzteren Versuche könnte die Zunahme der Beweglichkeit allenfalls in einer allmählichen Schwächung der Aetherlösung in Folge Abdunstung des Aethers durch das Paraffin ihren Grund haben; in dem ersten Versuch aber war eine merkliche Concentrationsänderung der Lösungen kaum möglich.

Versuch 2. *Chlamydomonas.*

Hängetropfen in Feuchtkammern mit Lösungen der Narcotica (Controllpräparat in Feuchtkammer mit Wasser).

10% AW. Bewegung normal, bleibt so auch nach 3 Stunden.

20% AW. Anfangs Bewegung normal, nach 1½ Stunden meist verlangsamt, einige Individuen auch schon zur Ruhe gebracht; nach 3 Stunden die meisten unbeweglich.

40% AW. Zunächst Bewegung durchschnittlich nur wenig verlangsamt; einige Exemplare kommen indessen bald zur Ruhe. Nach 12 Min. die meisten schon unbeweglich oder nur zitternd, doch einige noch mehr oder weniger gut schwimmend. Nach 17 Min. nur noch einzelne mit drehender Bewegung an Ort und Stelle.

10% CW. Bewegung normal, auch noch nach 1 Stunde.

20% CW. Zunächst normal; nach 30 Min. Bewegung etwas verlangsamt, nach 1 Stunde die meisten noch ziemlich gut beweglich.

30% CW. Nach wenigen Minuten die Beweglichkeit bei einem Theil der Individuen deutlich verlangsamt; nach 30 Min. die Mehrzahl unbeweglich, die übrigen z. Th. noch ganz gut schwimmend; nach 1 Stunde nur noch einzelne Exemplare langsam schwimmend.

Wir sehen, dass selbst solche Dosen der Narcotica, welche zunächst die Bewegung gar nicht oder nur unbedeutend beeinflussen, mit der Zeit vollkommen lähmend wirken können, und dass diese allmähliche Steigerung der Wirkung sich auf Stunden und sogar Tage ausdehnen kann.

Es fragt sich, ob und inwieweit die durch Narcotica bewirkte partielle oder vollständige Lähmung wieder rückgängig gemacht werden kann. Ich habe vielfach nach kürzerer oder längerer Einwirkung die Narcotica durch einfaches Offenstehenlassen der Tropfen entfernt und beobachtet, ob die eingetretenen Lähmungserscheinungen wieder vorübergehen. War die Bewegung nur verlangsamt oder abnorm geworden (auch wenn sie sich nur noch in Zittern oder Drehen ohne Ortsveränderung äusserte), so wurde in vielen Fällen sicher die normale Beweglichkeit sofort oder bald, manchmal freilich auch nur allmählich, wiederhergestellt. Ob aber vollkommen zur Ruhe gelangte Individuen wieder beweglich werden, ist keineswegs leicht festzustellen, da meist bewegliche und unbewegliche Individuen in demselben Präparat vereinigt sind, und nach Verflüchtigung des Narcoticums nur ein Theil wieder vollkommen beweglich wird. Nur in drei Versuchen (mit *Euglena*, *Gonium* und *Pandorina*) glaube ich dessen sicher zu sein, dass vollkommen ruhende Exemplare wieder erwachten, während das in anderen Versuchen nur mehr oder weniger wahrscheinlich war. Sicher ist andererseits, dass solche

Exemplare häufig nicht wieder erwachen[1]), und in solchen Präparaten, wo alles bereits zur Ruhe gekommen war, habe ich nie die Bewegung wieder auftreten sehen. Zur näheren Untersuchung dieser Verhältnisse, speciell auch des Einflusses der Concentration und Wirkungsdauer der Narcotica, wäre es nothwendig, das Verhalten einzelner Individuen zu verfolgen.

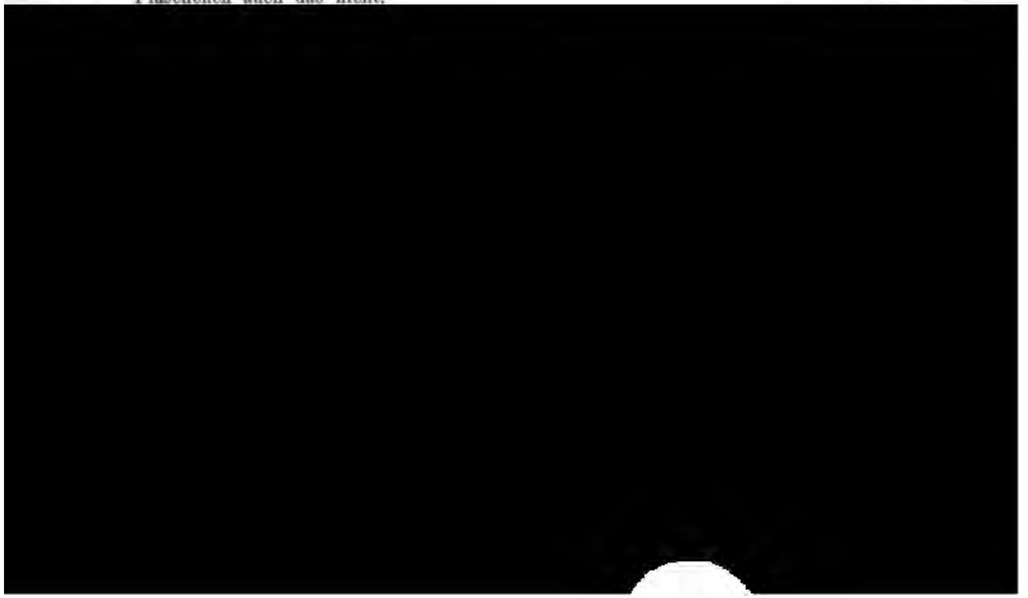
Andererseits sind mir auch Fälle vorgekommen, dass in Präparaten, wo die Bewegung noch nicht ganz sistirt gewesen war (*Spirillum undula* nach ganz kurzer Behandlung mit Dämpfen gesättigten Chloroformwassers, *Beggiatoa* nach 7 Stunden in 40% Aetherwasser), und wo sie nach Entfernung des Narcoticums event. sogar sich zunächst steigerte, doch nach einiger Zeit alles abstarb. Dies zeigt, dass hier nicht nur Narkose, sondern auch eine bleibende Schädigung eingetreten war.

Schliesslich sei noch ein Versuch mitgetheilt, welcher ausgeführt wurde, um über die Wirkung der Narcotica auf Entwickelung und Lebensfähigkeit einer Fäulnissbakterie Aufschluss zu gewinnen; trotz seiner Mangelhaftigkeit (es sollte nur ein Orientirungsversuch sein) ist er doch nicht uninteressant.

Versuch 3. *Bacterium Termo.*

Fläschchen von ca. 10 ccm Inhalt (unsterilisirt) wurden mit Lösungen von Aether- resp. Chloroformwasser fast ganz angefüllt; darauf wurde soviel neutralisirte Fleischextractlösung zugesetzt, dass die Fläschchen ca. 1/2% davon enthielten, sie wurden mit je einer Platinöse der Bakterienkultur (in Fleischextractlösung) geimpft und sodann fest verkorkt. Die Fläschchen enthielten 0 (Controlle), 10, 20, 40, 60, 80, 100% AW, 10, 25, 50, 100% CW.

Am folgenden Tage war 0 stark, 10% AW schwächer, 10% CW ganz leicht getrübt; alle enthielten gut bewegliche, in lebhafter Theilung begriffene Bakterien. In 20% AW liess sich nur mikroskopisch Bakterienentwickelung nachweisen, in den übrigen Fläschchen auch das nicht.



Nach 4 und nach 7 Tagen: In 10% AW entschieden viel stärkere Entwickelung als in 0. In 10% CW und 20% AW deutliche Trübung, doch schwächer als in 0. In allen diesen nur das eingeimpfte Bakterium entwickelt. — In 25% CW und 40% AW Flüssigkeit klar, aber im Bodensatz andere, unbewegliche Bakterien (kurze Fäden und dicke Stäbchen) nachweisbar, die sich mit der Zeit merklich vermehren. — In den stärkeren Lösungen nichts.

Um zu sehen, ob *Bacterium Termo* in den stärkeren Lösungen getödtet oder nur in der Entwickelung gehemmt ist, werden diese jetzt in grössere, sterilisirte Fläschchen umgegossen, die nur mit Wattepfropf verschlossen bei 30° aufgestellt werden, damit sich die Narcotica verflüchtigen. Nach 2 Tagen überall starke Trübung; nach 4 Tagen mikroskopisch untersucht. In 25% und 50% CW sowie in 40% AW viel gut bewegliches *Bacterium Termo*, neben anderen meist sporenbildenden Bakterien; in 60% AW nur wenig *Termo*, in den übrigen Fläschchen anscheinend gar keins, aber überall andere Bakterien entwickelt.

Aus diesem Versuch ergiebt sich folgendes: 1. In schwächeren Lösungen der Narcotica ist normale Entwickelung möglich, während stärkere Lösungen dieselbe verlangsamen resp. hemmen. 2. Gewisse Bakterien vermögen sich auch in solchen Lösungen langsam zu entwickeln, welche die Entwickelung des *Termo* schon ganz hemmen. 3. Gewisse schwache Aetherdosen begünstigen die Entwickelung des *Termo* dauernd; die Begünstigung tritt aber erst nach einiger Zeit hervor (was auf eine allmähliche Gewöhnung des Bakteriums an den Aether hinzuweisen scheint). 4. Durch nahezu gesättigte Lösungen von Aether und Chloroform wird *Bacterium Termo* in 7 Tagen (vielleicht auch schon früher) getödtet. 5. Die Keime (wahrscheinlich Sporen) gewisser anderer Bakterien werden auch durch die gesättigten Lösungen in 7 Tagen nicht getödtet.

III. Versuche über die Aufhebung der Empfindlichkeit (Anästhese).

Ich beginne mit der Besprechung der Versuche mit einigen Fäulnissbakterien (die ich kurz als *Termo I, II* und *III* bezeichnen werde[1]), weil hier die Versuchsserien besonders vollständig und die Ergebnisse sehr klar und instructiv sind.

Termo I (Chemotaxis).

Aus Leitungswasser, das mit einigen Erbsen gekocht worden war, isolirt. Verflüssigt Gelatine. Ist gegen Fleischextract sehr

1) Auf eine genaue Charakterisirung dieser und der meisten anderen untersuchten Bakterien, resp. auf die Identificirung derselben mit bereits beschriebenen Arten, konnte ich mich nicht einlassen, zumal dies für den Zweck meiner Untersuchungen von keinem besonderen Werth gewesen wäre.

stark chemotactisch; die aërotactische Empfindlichkeit ist relativ gering. Das Versuchsmaterial wurde in der Weise bereitet, dass in die Gläschen mit den Lösungen der Narcotica direct etwas verflüssigte Gelatine aus der Reinkultur eingetragen wurde, sodass die Flüssigkeit nach Vermischung merklich trübe war; die Versuche selbst in bedeckten Präparaten (näheres p. 10 ff.).

Versuch 4.

20% AW[1]. (Die Bakterien gut beweglich, vielleicht die Beweglichkeit etwas vermindert, jedenfalls aber für gute Reaction ausreichend.) Capillare mit 5% Fleischextract. Auch nach mehreren Minuten keine Spur von Ansammlung, — also Chemotaxis völlig aufgehoben. Nun das Deckglas 20 Secunden lang gelüftet: sofort beginnt eine starke Ansammlung sich zu bilden.

10% AW. (Beweglichkeit kaum vermindert.) Einige Bakterien dringen in die Capillare ein, ohne jedoch eine Ansammlung zu bilden; auch noch nach 8 Minuten sind die Bakterien in der Capillare weniger dicht als in der Aussenflüssigkeit. Also auch hier die chemotactische Empfindlichkeit aufgehoben, vielleicht mit Ausnahme eines kleinen Theiles der Individuen. — Nun das Deckglas 15 Sec. lang gelüftet; sofort beginnt die Ansammlung, schon nach 1 Minute sind die Bakterien in und vor dem Capillarmund weit dichter als draussen.

5% AW. (Beweglichkeit normal.) Versuchspräparat A und Controllpräparat B[2]. Capillaren mit 10% Fleischextract. In A deutliche aber mässige Ansammlung, in B sofort sehr starke Ansammlung, bald ist die Capillare auf gewisser Strecke ganz vollgepfropft. Die bedeutende Differenz zwischen A und B bleibt ca. 10 Min. lang unverändert erhalten. Also die Chemotaxis durch 5% AW erheblich vermindert. — Nun in A Deckglas 30 Sec. gelüftet: Sofort beginnt eine weit stärkere Ansammlung als früher, und bald ist derselbe Zustand wie in B erreicht.

2,5% AW. (Ebenso.) Hier ist die Ansammlung in A deutlich stärker als im vorigen Versuch, aber doch noch wesentlich schwächer als in B; nach 18 Minuten ist auch in A die Ansammlung absolut sehr stark geworden, diejenige in B ist aber doch noch etwa doppelt so dicht. Also die Chemotaxis durch 2,5% AW noch merklich herabgesetzt. — In A Deckglas 45 Sec. lang gelüftet: Die Ansammlung steigert sich allmählich soweit, dass sie von B erheblich weniger differirt als früher, ohne jedoch dieses vollkommen einzuholen (dies ist nicht zu verwundern, da in 18 Minuten aus der Capillare so viel Fleischextract hinausdiffundirt sein muss, dass die Lösung jetzt erheblich schwächer ist als sie ursprünglich in B war).

1% AW. (Ebenso.) Anlockung in A und B ziemlich gleich; nach längerer Zeit erscheint in B die Ansammlung bei genauem Vergleich etwas dichter als in A, doch ist der Unterschied unbedeutend und könnte auf Zufall beruhen. — Wahrscheinlich bleibt also 1% AW ganz ohne Einfluss auf die Chemotaxis.

10% CW. (Bakterien gut beweglich.) Im Laufe von 3 Minuten gar keine Ansammlung. Nach 30 Sec. Lüftung beginnt die Ansammlung sofort und wird bald sehr stark.

---

1) Ueber diese abgekürzte Bezeichnungsweise cf. p. 8.
2) Cf. p. 14/15.

5% CW. (Ebenso.) Die Ansammlung beginnt sofort, bleibt aber bedeutend schwächer als in dem Controllpräparat. Nach Lüftung nimmt die Ansammlung bedeutend zu.

Resultat: **Die Chemotaxis wird, trotz hinreichender Beweglichkeit der Bakterien, durch 20% AW vollkommen, durch 10% AW wenigstens nahezu vollkommen aufgehoben, durch 5% AW stark, durch 2,5% AW mässig vermindert, und erst 1% AW bleibt wirkungslos. 10% CW sistirt die Chemotaxis völlig, 5% CW setzt sie stark herab.** Es ist das ein Beispiel von relativ leicht hervorzurufender Anästhese.

Termo II (Chemotaxis und Aërotaxis).

Trat in der Gelatine-Strichkultur von *Termo I* als zufällige Verunreinigung auf und gewann stellenweise die Oberhand. Ist jenem ähnlich, aber kleiner; seine Chemotaxis ist entschieden schwächer (doch immer noch recht stark), die Aërotaxis hingegen stärker. Bei genügender Dichte werden die Bakterien im Innern eines bedeckten Präparates bald unbeweglich, mit Ausnahme einer ringförmigen Zone um jede Luftblase; die Prosaërotaxis hat zur Folge, dass aus einer solchen Zone allmählich fast sämmtliche Bakterien sich dicht um die Luftblase ansammeln; es bildet sich also um jede Luftblase ein innerer dunkler, aus Bakterien bestehender, und ein äusserer heller, bakterienfreier Hof. Bei geeigneter Versuchsanstellung werden diese Höfe nach ca. 2—3 Minuten schon mit blossem Auge deutlich sichtbar.

Die Versuche über Chemotaxis und Aërotaxis wurden gleichzeitig in denselben Präparaten ausgeführt, indem in jedes Präparat (sowohl in die Versuchspräparate *A* wie in die Controllpräparate *B*) eine Capillare mit 10% Fleischextract eingeschoben und überdies kleine Luftblasen erzeugt wurden. Im übrigen war die Versuchsanstellung die gleiche wie mit *Termo I.*

Versuch 5.

20% AW. Keine Spur von Chemotaxis und Aërotaxis. Obgleich die Bakterien in der Umgebung der Luftblasen normal beweglich bleiben, findet im Präparat *A* im Laufe von 10 Minuten keine aërotactische Ansammlung statt, während in *B* längst starke Ansammlungen gebildet sind. Nach Lüftung des Deckglases Chemo- und Aërotaxis ebenso wie in *B.*

10% AW. Chemotaxis vorhanden, aber erheblich geschwächt; Aërotaxis nicht deutlich geschwächt.

10% CW. Ganz ebenso wie in 20% AW. Versuchsdauer 14 Minuten.

5 % CW. Chemotaxis vorhanden, aber sehr geschwächt; Aërotaxis zweifelhaft. Versuchsdauer ca. 12 Minuten.

Resultat: **Die Chemotaxis sowohl wie die Aërotaxis werden durch 20 % Aetherwasser und 10 % Chloroformwasser vollkommen aufgehoben, durch doppelt schwächere Lösungen meist ± stark herabgesetzt.**

Termo III (Chemotaxis, Aërotaxis, Osmotaxis).

Aus Sumpfwasser isolirt. Sehr kurze fast kokkenartige Stäbchen, von *Termo I* und *II* ganz verschieden; verflüssigt Gelatine sehr stark.

Ist stark chemotactisch. 5 % Fleischextract bewirkt zunächst eine dichte Ansammlung vor dem Capillarmund, die mit der Zeit auch in den Capillarmund hineindringt und hier einen Pfropf bildet, aber nicht tiefer in die Capillare hineingeht; also deutliche osmotactische Repulsion, die bei *Termo I* und *II* fast fehlte. Bei hinreichender Dichte auch gut aërotactisch, in derselben Weise wie *Termo II*.

Das Versuchsmaterial wird bereitet durch Vermischen der verflüssigten Gelatine vom Rande der Kultur mit einem gleichen Volumen der Lösungen der Narcotica (cf. p. 9/10). Im übrigen Versuchsanstellung wie bei den vorigen; überall Versuchs- und Controllpräparate *A* und *B*, mit nachträglicher Controlle durch Lüftung des Deckglases in *A*. Ich führe nur das Resultat der Versuche an.

Schon in 5 % CW wird Chemotaxis und Aërotaxis völlig aufgehoben (während die Beweglichkeit gar nicht beeinflusst zu sein scheint).

In 2,5 % CW Aërotaxis sehr stark herabgesetzt, Chemotaxis erheblich vermindert, aber deutlich. 1,25 % CW ganz wirkungslos.

In 15 % AW beide Arten von Taxis völlig aufgehoben, in 10 % AW beide stark vermindert, in 5 % AW beide normal oder kaum merklich vermindert.

Bemerkenswerth war das Verhalten der Bakterien in den mittleren Lösungen (2,5 % CW, 10 % AW), wo die Chemotaxis, obschon ziemlich stark geschwächt, doch noch deutlich hervortrat. Die chemotactische Ansammlung begann hier auch in den Versuchs-[...]ten *A* alsbald, erfolgte aber in auffallend anderer Weise [...] den Controllpräparaten *B*. In *B* sammelten sich die

Bakterien zunächst nur vor dem Capillarmund, in *A* hingegen von Anfang an in der Capillare, die osmotactische Repulsion fehlte hier also. Bei mehrmaliger Wiederholung der Versuche kehrte diese Differenz stets wieder. Bei der betr. mittleren Concentration der Narcotica ist also die osmotactische Empfindlichkeit der Bacterien völlig sistirt, während die Chemotaxis und Aërotaxis nur $\pm$ herabgesetzt sind; der anästhesirende Grenzwerth der Narcotica liegt somit für die Osmotaxis niedriger als für die Chemo- und Aërotaxis.

Ein ähnliches Verhalten dürfte vielleicht auch noch bei manchen anderen Bakterien vorliegen; leider habe ich aber nur diesen einen Fall constatirt, da ich erst bei den eben besprochenen Versuchen, die der Zeit nach zu den letzten gehörten, auf die Osmotaxis aufmerksam wurde.

Spirillum tenue Cohn (Chemotaxis).

Ein feines, schlankes Spirillum mit mehreren (bis ca. 6) Schraubenwindungen; diese sind nur bei Ruhe oder verlangsamter Bewegung erkennbar, während bei der normalen, pfeilschnell hin- und herschiessenden Bewegung das Spirillum wie ein dünnes Stäbchen mit undeutlichen Contouren aussieht. Trat in einer Sumpfwasser-Mischkultur in ziemlich reichlicher Menge auf. Ist gegen Fleischextract gut chemotactisch. Dieses Object ist gross genug, um das Verhalten der einzelnen Individuen beobachten zu können.

Herstellung des Versuchsmaterials in der gewöhnlichen Weise durch Vermischen der Kulturflüssigkeit mit dem gleichen Volumen der Lösungen der Narcotica. Capillaren mit 10 % Fleischextract.

Versuch 6.

40 % AW. (Bewegung verlangsamt, — kein Schiessen mehr, sondern gemächliches Schwimmen). Gar keine Chemotaxis, alle beobachteten Spirillen gehen am Capillarmund vorbei, ohne umzukehren; auch nach ca. 15 Min. keine Spur von Ansammlung. — Nun Deckglas 30 Sec. lang gelüftet und wieder aufgelegt: Nach Aufhören der Strömung sofort allgemeine und auffallende Reaction, sehr bald entsteht eine starke Ansammlung vor, später auch in der Capillare.

30 % AW. (Bewegung schneller.) Ganz ebenso.

20 % AW. Hier die Empfindlichkeit nicht mehr durchgängig aufgehoben. Die meisten Spirillen reagiren zwar nicht, einige aber reagiren deutlich; ganz allmählich bildet sich eine gewisse Ansammlung, die jedoch auch nach 15 Min. nur gering ist. — Controlle ergab dasselbe Resultat wie in 40 % AW.

10% AW. (Beweglichkeit normal oder nahezu normal.) **Chemotaxis noch merklich geschwächt, die Ansammlung erfolgt etwas langsam. Nach Lüftung des Deckglases für 30 Sec. erfolgt schon in 1 Minute eine ebenso starke Ansammlung wie früher in 3—4 Minuten.**

30% CW und **20% CW:** Chemotaxis völlig aufgehoben. **10% CW** (Bewegung nahezu normal, sehr schnell): Nur ein Theil der Spirillen chemotactisch, wohl die Mehrzahl völlig unempfindlich.

Resultat: Durch 30% Aetherwasser und 20% Chloroformwasser wird die chemotactische Empfindlichkeit durchgängig, durch die schwächeren Lösungen wird sie nur bei einem grösseren oder geringeren Theil der Individuen sistirt. Die völlig unwirksamen Dosen der Narcotica wurden nicht bestimmt.

Die zur durchgängigen Anästhese erforderlichen Dosen sind hier merklich höher, als dies bei den *Termo*-Formen der Fall war; namentlich gegenüber *Termo III* (wo diese Dosen 15% AW und 5% CW betrugen) sind die Differenzen so bedeutend, dass sie nicht auf Ungenauigkeit in der Dosirung der Lösungen zurückgeführt werden können, sondern auf specifisch ungleicher Empfänglichkeit der Organismen für die Anästhese beruhen müssen. Solchen Differenzen werden wir weiterhin noch öfter begegnen.

In diesen Versuchen macht sich in auffallender Weise auch eine individuell ungleiche Empfänglichkeit bemerkbar: Während ein Theil der Individuen schon bei 10% CW und 10% AW anästhesirt wird (und es würden wohl auch noch geringere Dosen, namentlich von Chloroformwasser, genügen), sind hierzu bei anderen Individuen 20% CW und 30% AW erforderlich. Auch diese Erscheinung wurde in allen Fällen beobachtet, wo das Verhalten einzelner Individuen verfolgt werden konnte.



schwächer als in einem chloroformfreien Vergleichspräparat, also war wohl die grosse Mehrzahl der Individuen anästhesirt. — Versuche mit schwächeren Chloroformlösungen sowie mit Aether konnten nicht ausgeführt werden.

In denselben Präparaten wie *Spirillum spec.* waren auch noch andere chemotactische Bakterien vorhanden, und so lieferten diese Versuche besonders überzeugende Beispiele für die ungleich leichte Anästhesirbarkeit verschiedener Organismen. In dem oben erwähnten Versuch in 20 % CW, wo *Spirillum spec.* sich zum Theil noch empfindlich erwies, war der gleich zu besprechende *Bacillus Solmsii* schon durchgängig unempfindlich. In einigen anderen Versuchen (in denen die wirkende Concentration des Chloroformwassers in Folge der nicht ganz befriedigenden Versuchsanstellung unbekannt blieb) war ausser diesen beiden Organismen noch ein weiterer, mittelgrosser Bacillus anwesend; während nun bei *Spirillum spec.* und *Bacillus Solmsii* die Empfindlichkeit völlig sistirt war, reagirte der *Bacillus spec.* gerade so gut wie in dem chloroformfreien Vergleichspräparat.

Bacillus Solmsii Klein (Chemotaxis).

Dieser Riese der Bakterienflora des Sumpfwassers war nie in grosser Menge zu haben, sodass die chemotactische Ansammlung nur langsam zu Stande kam; dafür machten aber seine Grösse und sein relativ langsames Schwimmen es besonders leicht, das Verhalten jedes einzelnen in die Nähe des Capillarmundes kommenden Individuums zu verfolgen (dieses Object war es, welches mich zuerst auf die eigenartige Reactionsweise der Bakterien bei der Chemotaxis aufmerksam machte).

Die Narcotica beeinflussten in dem Material, mit dem ich meine Haupt-Versuchsreihe anstellte, die Beweglichkeit des Bacillus in relativ hohem Grade. Schon in 5 % CW war die Bewegung meist nur langsam; in 10 % und 20 % CW wurden viele Exemplare alsbald unbeweglich, bei den übrigen war die Bewegung verlangsamt und hörte mit der Zeit ebenfalls auf; in 10—30 % AW blieben die Bakterien anfänglich $\pm$ gut beweglich, aber in den stärkeren dieser Lösungen nahm die Beweglichkeit bald ab und hörte schliesslich ebenfalls ganz auf.

In 5 % CW war chemotactische Reaction vorhanden (ob durchgängig, ist in meinen Notizen nicht angegeben). In 10 % CW

jedoch war die Empfindlichkeit aufgehoben, indem alle noch beweglichen Individuen, welche in die Nähe des Capillarmundes gelangten, ganz unbeeinflusst weiterschwammen.

Ein ganz verschiedenes Resultat ergaben die Versuche mit Aetherwasser; bei allen benutzten Concentrationen (bis zu 30 % AW) blieb normale chemotactische Reaction erhalten, so lange eine hinreichende Anzahl von Individuen, wenn auch in stark vermindertem Grade, beweglich blieb.

Bacillus Solmsii bietet also den merkwürdigen (und in meinen Untersuchungen einzigen) Fall dar, dass die chemotactische Empfindlichkeit wohl durch Chloroform, nicht aber durch Aether sich aufheben liess. Ich habe die betr. vergleichenden Versuche mehrere Mal, zu gleicher Zeit und mit dem gleichen Material, wiederholt, und stets dasselbe Resultat erhalten.

Man beachte überdies, dass bei diesem Object, im Gegensatz zu den bisher behandelten, völlige Anästhese erst bei einer Concentration des Chloroformwassers eintrat, welche die Beweglichkeit schon stark afficirte und bei einem Theil der Individuen bald ganz sistirte.

Amylobacter (Proschemotaxis und Apaërotaxis).

Ein Bacillus aus der *Amylobacter*-Gruppe, über den einiges Nähere in meiner früheren Arbeit (XVIII, p. 377 ff.) mitgetheilt ist. Hier sei nur in Erinnerung gebracht, dass er neben starker Chemotaxis gegen Fleischextract eine ausgesprochene negative Aërotaxis aufweist: obwohl er den Sauerstoff ziemlich gut verträgt (er bleibt in offenem Tropfen jedenfalls längere Zeit gut beweglich), zieht er sich doch bei einseitigem Luftzutritt von der Sauerstoffquelle möglichst weit zurück.

Versuch 7 (Chemotaxis).

20 % CW. (Bewegung deutlich verlangsamt.) Ausgesprochene chemotactische Reaction der einzelnen Bakterien und starke Ansammlung.

30 % CW. (Bewegung noch stärker verlangsamt.) Bei Beobachtung der einzelnen Individuen vor dem Capillarmund sehr deutliche Reaction und allmähliche Ansammlung in der Capillare. — In einem anderen Versuch mit 30 % CW reagirte nur die Minderzahl der beobachteten Bakterien und es kam nur eine schwache Ansammlung zu Stande.

40 % CW. (Die meisten Bakterien unbeweglich, die Bewegung der übrigen sehr langsam.) Keine Reaction, keine Ansammlung.

20 % AW. (Bewegung verlangsamt, z. Th. erheblich verlangsamt.) Starke Reaction, ziemlich schnelle Ansammlung.

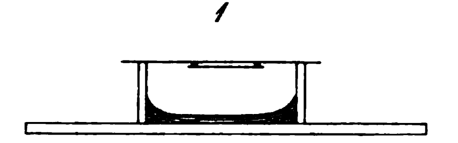
30% AW. (Viele Bakterien unbeweglich oder nur zitternd, die Minderzahl langsam schwimmend.) Reaction findet statt, wenn auch mit Ausnahmen; allmählich entsteht eine ganz gute Ansammlung.

40% AW. (Bakterien fast alle unbeweglich, nur noch vereinzelte langsam schwimmend.) Auch nach längerer Zeit gar keine Ansammlung.

Resultat: Eine durchgängige Sistirung der chemotactischen Empfindlichkeit ist bei diesem Object schwer zu erzielen; auch wenn bereits die Mehrzahl der Individuen unbeweglich geworden ist, bleibt ein Theil der beweglichen noch empfindlich, und erst dann, wenn nur noch vereinzelte Exemplare sich ganz langsam bewegen, scheint auch ihre Empfindlichkeit durchgängig unterdrückt zu sein.

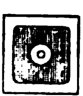
Die Versuche über Apaërotaxis erforderten eine besondere Versuchsanstellung. Nachdem die Vermischung des Materials mit dem Narcoticum wie gewöhnlich in kleinen verkorkten Gläschen vorgenommen worden war, wurde ein Tropfen auf ein grosses Deckglas gebracht und mit einem kleinen (8—10 mm im Quadrat) Deckgläschen bedeckt, welches durch zwei Glasfäden unterstützt war; es wurde dafür gesorgt, dass ungefähr im Centrum des Präparates sich eine nicht zu kleine Luftblase befand. Das Deckglas wurde nun, mit dem Präparat nach unten gekehrt, auf eine Feuchtkammer gekittet, an deren Boden sich eine ebenso starke Lösung des Narcoticums befand, wie im Präparat (Fig. 1). So war ein

1



Schema der Feuchtkammer mit Präparat zwischen zwei Deckgläsern, für Versuche über den Einfluss der Narcotica auf die Apaërotaxis von *Amylobacter*.

2



Schema eines Präparates mit *Amylobacter* nach vollzogenem apaërotactischen Rückzug der Bakterien vom Rande des Deckgläschens und von einer im Centrum befindlichen Luftblase.

einseitiger Luftzutritt sowohl vom Rande des Präparates wie von der Luftblase aus vorhanden, und gleichzeitig war die Verflüchtigung des Narcoticums am Rande ausgeschlossen. Zum Vergleich diente eine ebenso hergerichtete Feuchtkammer, wo aber am Boden reines Leitungswasser und im Präparat mit Leitungswasser vermischtes Bakterienmaterial sich befand. In diesem Vergleichspräparat zog sich *Amylobacter* allmählich vom Rande

des Präparates und von der Luftblase zurück; nach mehreren (6—10) Minuten bildete sich in den sauerstofffreien Theilen des Präparates eine schon mit blossem Auge sichtbare, gleichmässig dichte, scharf begrenzte Ansammlung (Fig. 2); in der hellen Zone ausserhalb der Ansammlung befanden sich wohl andere, in geringer Zahl beigemengte Bakterien, aber fast absolut keine Individuen von *Amylobacter*.

Versuch 8 (Apaërotaxis).

20% AW. (Beweglichkeit normal.) Nach 6 Min. makroskopisch sichtbare Ansammlung, ausserhalb derselben keine beweglichen Exemplare des *Amylobacter*. Also Empfindlichkeit gar nicht afficirt.

30% AW und **30% CW.** (Verhalten in beiden gleich. Viele Bakterien nur schwach beweglich oder selbst bewegungslos, doch die Mehrzahl noch ziemlich gut schwimmend.) Nach ca. 9 Min. makroskopisch sichtbare Ansammlung; doch auch ausserhalb derselben eine ziemliche Anzahl von Individuen zerstreut, deren Beweglichkeit zur Ausführung der Reaction ausreichend wäre; diese zerstreuten *Amylobacter*-Individuen verbleiben auch nach längerer Zeit in der lufthaltigen Zone. Demnach ist ein kleiner Theil der Individuen offenbar anästhesirt.

40% CW. (Etwa die Hälfte der Bakterien unbeweglich oder nur zitternd, die übrigen langsam fortschreitend.) Auch nach 30 Min. ist weder makro- noch mikroskopisch eine Ansammlung zu erkennen, die beweglichen Individuen sind im ganzen Präparat gleichmässig vertheilt.

Das Resultat ist so ziemlich das gleiche wie für die Chemotaxis: Eine durchgängige Unempfindlichkeit lässt sich erst dann erzielen, wenn bereits ein grosser Theil der Individuen durch das Narcoticum unbeweglich geworden ist.

Anhangsweise seien hier auch Versuche mit einem anderen Bakterium aus der *Amylobacter*-Gruppe angeführt, welches zum Unterschied von dem eben besprochenen Organismus ***Clostridium*** genannt sein mag. Dasselbe sucht Orte mit einer gewissen mittleren Sauerstoffspannung auf, besitzt demnach sowohl positive wie negative Aërotaxis (vergl. hierüber XVIII, p. 376 und 402 nebst der Anm. 1); in bedeckten Präparaten bildet es daher einen schmalen Ring in gewisser Entfernung sowohl vom Deckglasrande, wie von Luftblasen. Die Narcotisirungsversuche waren methodisch nicht ganz befriedigend, sodass die wirksamen Concentrationen der Narcotica nicht angegeben werden können; sie verdienen aber immerhin erwähnt zu werden. Die Sistirung der aërotactischen Empfindlichkeit durch Aether und Chloroform gelang mir bei diesem Organismus nicht. Solange noch eine hinreichende Anzahl von Bakterien beweglich blieb, um überhaupt eine merk-

liche Ansammlung bilden zu können, fand eine solche auch statt. Ob nicht ein Theil der Individuen anästhesirt wurde, und ob nicht an der äussersten Grenze der Beweglichkeit doch allgemeine Anästhese eintrat, liess sich bei diesem Object nicht sicher constatiren.

Beggiatoa alba (Aërotaxis).

Auch dieser Organismus ist sowohl positiv wie negativ aërotactisch. Für meine Zwecke erwies er sich als ziemlich ungünstig, sowohl wegen seiner langsamen Reaction, als auch wegen störender Nebenwirkungen der Narcotica und wegen des complicirenden Eingreifens verschiedener äusserer Bedingungen. Immerhin wurde eine Reihe von Versuchen durchgeführt, deren allgemeines Ergebniss war, dass eine Aufhebung der Aërotaxis nicht gelang; die Ansammlungen werden ausgeführt, so lange die Beweglichkeit dazu ausreicht, auch wenn die Lösung des Narcoticums auf die Dauer tödtlich wirkt. Die Versuchsanstellung war dieselbe wie in den Versuchen über die Apaërotaxis von *Amylobacter*, mit gewissen, durch die Natur des Materials bedingten Abweichungen.

Trepomonas agilis (Chemotaxis).

10% Fleischextract wirkt stark chemotactisch; die nahe vor dem Capillarmund vorbeikommenden Individuen werden abgelenkt und steuern direct in die Capillare hinein (strophische Chemotaxis). Einzelne unempfindliche Individuen kommen aber stets vor.

Bleibt in 10% Aetherwasser längere Zeit gut beweglich, in 20% AW wird die Bewegung bald verlangsamt, in 30% AW hört die Bewegung nach einiger Zeit ganz auf. Auch in 20% Chloroformwasser wird *Trepomonas* nach einigen Minuten unbeweglich.

Die chemotactische Empfindlichkeit liess sich durch Narcotica nicht sistiren. In 10—30% AW und 10—20% CW fuhren die beobachteten Individuen fort, prompt zu reagiren, so lange sie beweglich blieben. Diese Versuche wurden mehrere Mal mit dem gleichen Resultat wiederholt.

Saprolegnia spec., Zoosporen (Chemotaxis und Osmotaxis).

Die Zoosporen im zweiten Schwärmstadium (nicht im ersten! cf. XVIII, Cap. II) sind sehr stark strophisch-chemotactisch; daneben kommt eine deutliche Aposmotaxis darin zum Ausdruck,

dass die Zoosporen schon in 1 % Fleischextract nicht eindringen, sodass die Ansammlung vor dem Capillarmund zu Stande kommt.

Die Narcotisirungsversuche wurden in Feuchtkammer-Hängetropfen ausgeführt. Es stellte sich heraus, dass die Zoosporen sehr empfindlich gegen die Narcotica sind und durch dieselben bald zur Ruhe gebracht werden: über 10 % AW werden nach ca. 10 Min., über 20 % AW nach ca. 2 Min., über 10 % CW nach wenigen Minuten, über 20 % CW fast momentan alle Zoosporen unbeweglich. Es wurde daher die Sättigung des Hängetropfens nicht abgewartet, sondern es wurde beobachtet, bis die Bewegung deutlich verlangsamt war, also das Zurruhekommen schon bald bevorstand; nun wurde die Feuchtkammer geöffnet und eine Capillare mit 1 % Fleischextract in den Hängetropfen gebracht. Um diese Procedur möglichst beschleunigen zu können, war die fertige Capillare schon vorher auf dem Deckglas neben dem Hängetropfen bereit gelegt; sie brauchte dann, wenn der geeignete Moment kam, nach Abnahme des Deckglases nur mit der Nadel etwas verschoben zu werden, um ihre Mündung in den Hängetropfen einzuführen. Obgleich auf diese Weise die Feuchtkammer nur für einen Augenblick geöffnet zu werden brauchte, genügte das doch, um die Concentration des Narcoticums im Hängetropfen merklich zu vermindern, was an der zunächst wieder gesteigerten Beweglichkeit der Zoosporen erkennbar war. Die wirkliche Concentration der Narcotica im Hängetropfen war also jedenfalls geringer als die angegebene.

Es wurden je mehrere Versuche mit 10 % AW, 20 % AW und 10 % CW gemacht. Alle ergaben ein durchaus negatives Resultat, d. h. die Zoosporen reagirten in der normalen Weise, trotzdem ihre Bewegung ± stark verlangsamt war und wenig später ganz aufhörte. Also war weder die chemotactische noch die osmotactische Empfindlichkeit aufgehoben. Nicht ganz klar war das Ergebniss mit 15 % und 20 % CW; hier wurde zwar keine chemotactische Anlockung beobachtet, doch war die Bewegung der Zoosporen so langsam und hörte so bald ganz auf, dass es fraglich blieb, ob überhaupt hinreichend bewegliche Sporen in die chemotactisch wirksame Sphäre gelangten.

Euglena viridis (Phototaxis).

Reichliches, sehr gut bewegliches Material. Ausgezeichnet prosphototactisch, fast sämmtliche Individuen schwimmen in nahezu

geradlinigen Bahnen nach dem Lichtrand (dem dem Fenster zugekehrten Rand) des Präparates; wird das Präparat gewendet, sodass der frühere Schattenrand dem Fenster zugekehrt wird, so reagiren die Euglenen durch Umdrehung, und diese erfolgt so prompt, dass man sie gar nicht zu sehen bekommt: wenn man nach vollzogener Wendung ins Mikroskop blickt, schwimmen bereits alle Euglenen in der neuen Lichtrichtung.

Mit diesem günstigen Material wurden zunächst orientirende Vorversuche in offenen Tropfen auf Objectträgern gemacht. Der die Euglenen enthaltende Tropfen wurde mit einem grossen Tropfen von Aether- resp. Chloroformlösungen verschiedener Concentration versetzt; oder es wurde, nachdem die Euglenen sich am Lichtrande angesammelt hatten, der hintere Theil des Tropfens abgewischt und durch Narcoticumlösung ersetzt, sodass, als nun das Präparat gewendet wurde, die Euglenen direct in diese Lösung hineinschwimmen mussten. Diese Versuche gaben zwar, wegen der schnellen Verflüchtigung der Narcotica, keinen hinreichenden Aufschluss über die wirkenden Concentrationen derselben, waren aber im übrigen ganz instructiv. Je nach der Stärke und relativen Menge der Narcoticumlösung kam ein geringerer oder grösserer Procentsatz der Individuen sofort oder sehr bald zur Ruhe; bei anderen wurde die Bewegung verlangsamt, dann folgte Metabolie und schliesslich Abrundung; ein Theil endlich blieb meist normal beweglich. So lange der Grad der Beweglichkeit dies überhaupt ermöglichte, wurde auch gute phototactische Reaction beobachtet; zuweilen war die phototactische Empfindlichkeit bei einzelnen Individuen wohl geschwächt, was sich darin äusserte, dass die Lichtwärtsbewegung in weniger geradliniger Bahn erfolgte; nur in einem Versuch (Zusatz eines grossen Tropfens 40 % CW) schienen die wenigen Exemplare, welche noch langsam zu schwimmen vermochten, nicht mehr phototactisch zu sein.

Nun wurde eine Versuchsserie in Feuchtkammer-Hängetropfen bewerkstelligt.

Versuch 9.

20 % AW resp. **20 % CW.** In beiden Präparaten noch nach 1¼ Stunden sehr gute Reaction, obgleich die Bewegung, besonders in der Aetherlösung, deutlich verlangsamt ist. Die Präparate waren inzwischen 3 mal gewendet worden, und jedesmal erfolgte prompter Uebergang nach dem jeweiligen Lichtrand. Nur wenige Exemplare sind unbeweglich geworden und auf den Grund des Tropfens gesunken.

30 % AW. Etwa die Hälfte der Individuen begann sofort zu metaboliren und kam alsbald zur Ruhe; die meisten anderen waren zunächst normal beweglich und gut

phototactisch, sie bildeten bald eine schöne Ansammlung am Lichtrande. Bei einigen endlich ist die Bewegung stark verlangsamt; bei einem Theil dieser ist auch die Phototaxis sicher geschwächt, denn sie schwimmen zwar dem Lichtrande zu, aber unter pendelnder Bewegung des Vorderendes, mit zeitweiligem Ueberkugeln und zeitweilig völliger Abweichung von der Lichtrichtung. Einige wenige scheinen garnicht phototactisch: sie beschreiben eine kleine ungefähr kreisförmige Bahn, oder schwimmen auch ganz unregelmässig umher; in solchen Fällen ist die Bewegung stets nur langsam, und es folgt sehr bald Metabolie und Ruhe oder nur ein leichtes Schwanken ohne Ortsveränderung. — Allmählich nimmt die Beweglichkeit durchgängig ab. Nach 20 Minuten ist noch eine ziemliche Anzahl schwimmender und gut reagirender Individuen vorhanden; nach 40 Minuten sind nur vereinzelte Exemplare unter den am Lichtrand befindlichen Euglenen ganz schwach beweglich.

30% CW. Zunächst fast alle Euglenen normal schwimmend und gut reagirend, bilden eine massenhafte Ansammlung am Lichtrande. Aber schon nach 2 Minuten, wo die erste Wendung ausgeführt wird, fast alles nur noch schwach beweglich; viele Euglenen kehren zwar noch um, aber nur wenige erreichen den neuen Lichtrand, die meisten werden unterwegs unbeweglich. Nach 10 Minuten neue Wendung; nur einzelne Euglenen sind noch passabel schwimmfähig, diese reagiren deutlich. Auch nach 20 Min. finden sich noch vereinzelte reagirende Exemplare. — In diesem Versuch kamen keine aphototactischen Individuen zur Beobachtung, wohl aber wurden öfters solche gefunden, die trotz sehr verlangsamter Bewegung doch noch deutlich reagirten.

40% AW und **40% CW.** (Die Deckgläser von den Versuchen mit 20% Lösungen auf Feuchtkammern mit 40% Lösungen gebracht, so dass die vorhandene Ansammlung sich nunmehr am Schattenrand befindet.) Die beginnende phototactische Umkehr hört sehr bald auf, indem die Euglenen alsbald zur Ruhe kommen. In dem Aetherpräparat wurden nach einigen Minuten doch ein paar sehr langsam schwimmende Exemplare gefunden; die Mehrzahl derselben schien nicht phototactisch, obwohl ihre Beweglichkeit immerhin für eine langsame Reaction ausgereicht hätte.

Resultat: Die grosse Mehrzahl der Individuen bleibt normal phototactisch, solange der Grad ihrer Beweglichkeit sie noch zu einer Reaction befähigt; nur manchmal ist eine Schwächung der phototactischen Empfindlichkeit bemerkbar, und bei einigen Individuen schwindet kurz

[redacted]

herrschenden Bedingungen (im Juli, bei hellem, diffusem Tageslicht) war sie in der Massenkultur positiv, in Tropfen auf Objectträgern hingegen, selbst an derselben Stelle des Zimmers, negativ phototactisch[1]); das Material reagirte im allgemeinen sehr gut, nur ein kleiner Theil verhielt sich indifferent.

Die Versuche wurden in länglichen, flachen Hängetropfen in Feuchtkammern ausgeführt.

Versuch 10 (mit Aetherwasser).

0 (Controlle, mit Leitungswasser am Boden der Feuchtkammer). Ansammlung am Schattenrand, nicht sehr dicht, viele nur in der Nähe des Schattenrandes schwärmend; einige auch indifferent, im Präparat zerstreut.

5% und 10% AW. Ungefähr ebenso, auch nach 1 1/2 Stunden unverändert; auf Wenden des Präparates prompte Reaction.

20% AW. Ansammlung am Schattenrand sehr dicht, viel dichter als bei den vorigen Präparaten, die phototactische Empfindlichkeit scheint also deutlich gesteigert zu sein. Reaction auf Wendung des Präparates ausgezeichnet. Ebenso nach 1 1/2 Stdn., obgleich inzwischen ein gewisser Theil der Exemplare bereits unbeweglich geworden ist.

40% AW. Zunächst sehr gute Reaction, bald fast alle Individuen am Schattenrand in dichter Ansammlung. Nach 12 Minuten ist die Mehrzahl zur Ruhe gekommen, die Bewegung der übrigen verlangsamt; nach Wenden des Präparates reagiren die beweglichen Exemplare sehr gut und sammeln sich neuerdings am Schattenrand. Nach 17 Minuten alles unbeweglich oder nur noch mit drehender Bewegung ohne Ortsveränderung.

60% AW. Ein Deckglas mit Hängetropfen, in dem bereits eine phototactische Ansammlung stattgefunden hatte, wurde so auf der Feuchtkammer befestigt, dass die bestehende Ansammlung dem Fenster zugekehrt war. Obgleich die Bewegung sofort stark verlangsamt und bei einem Theil der Exemplare aufgehoben wurde, begannen doch die noch beweglichen Individuen vom Fenster weg zu schwimmen; bevor sie aber noch den Schattenrand des Tropfens erreichten, waren sie sämmtlich unbeweglich geworden.

Also lässt sich die phototactische Empfindlichkeit bei *Chlamydomonas* durch Aether nicht aufheben, sie bleibt bis an die äussersten Grenzen der Beweglichkeit unvermindert erhalten; ja durch 20% Aetherwasser schien die Empfindlichkeit

---

1) Die verschiedene Lichtstimmung in grösseren Gefässen und in Tropfen ist wohl dadurch zu erklären, dass in offenen Tropfen die Durchlüftung eine bessere ist; Strasburger (XIX, p. 63 ff.) hat nämlich nachgewiesen, dass phototactische Schwärmsporen durch mangelhafte Durchlüftung auf höhere Lichtintensitäten gestimmt werden. Strasburger selber hat diese Folge mangelhafter Durchlüftung gerade in Feuchtkammern, zumal in solchen aus Glas, beobachtet (p. 65). In meinen Feuchtkammern indessen, die einen Rauminhalt von mindestens 2 ccm hatten, wovon wenigstens 2/3 von Luft eingenommen waren, und wo die Organismen sich in einem flachen Hängetropfen befanden, war der Luftzutritt sicher ein besserer als in den Kulturgefässen.

sogar deutlich gesteigert zu werden, da jedoch der betr. Versuch leider nicht wiederholt werden konnte, so bleibt es fraglich, ob dieses Verhalten nicht irgend einem Zufall zuzuschreiben ist. — Ob nicht in den stärkeren Aetherlösungen die Empfindlichkeit bei einzelnen Individuen herabgesetzt oder aufgehoben wurde (wie bei *Euglena*), ist schwer zu entscheiden, da auch im Controllpräparat ein gewisser Procentsatz indifferent war; jedenfalls habe ich bei *Chlamydomonas* nichts beobachtet, was für eine solche Annahme spräche.

Die Versuche mit Chloroformwasser lieferten das gleiche negative Ergebniss. Sie wurden aber durch die im folgenden Capitel zu besprechende Aenderung der apophototactischen Stimmung in prosphototactische complicirt; indem diese Stimmungsänderung mit der Zeit wieder zurückging, kam es vor, dass in mittelstarken Lösungen (10 % CW) zu einer gewissen Zeit die Objecte weder pros- noch apophototactisch reagirten, sondern sich indifferent verhielten. Dass aber diese Indifferenz nur ein zeitweiliges Uebergangsstadium zwischen positiv und negativ phototactischer Stimmung ist und nichts mit Anästhese zu thun hat, ergiebt sich ohne weiteres daraus, dass gleichzeitig in den stärkeren Chloroformlösungen die schönste Prosphototaxis fortbesteht. — Der Kürze halber sei hier nur ein Beispiel für die Wirkung der stärkeren Chloroformlösungen angeführt.

Versuch 11.

30 % CW. Nach 5 Minuten (nach Herstellung des Präparates) ziemlich dichte Ansammlung am Lichtrande, fast keine zerstreuten Individuen. Reaction auf Wenden des Präparates prompt, obschon bei vielen Exemplaren die Bewegung schon deutlich verlangsamt ist. — Nach 30 Minuten wohl die Mehrzahl unbeweglich, die übrigen ver- [redacted]

Anästhese nicht durch Aether, wohl aber durch Chloroform und Alkohol (p. 51). 1—10% Lösungen des gesättigten Chloroformwassers blieben wirkungslos, 50% wirkte tödtlich; bei Anwendung von 12—25% Lösungen hingegen „bewegten sich die Schwärmsporen noch weiter, hatten aber ihr Vermögen, gegen das Sonnenlicht zu reagiren, verloren". Das widerspricht direct meinen Befunden, und worauf diese Differenz beruhen könnte, ist mir ganz unbegreiflich; zwar war Elfving's Versuchsanstellung von der meinigen verschieden, — er operirte mit unbedeckten Tropfen auf Objectträger (l. c., p. 48 und 51), — doch konnte das die Chloroformwirkung gegenüber meinen Versuchen nur abschwächen, unmöglich aber steigern. Elfving macht weiter eine sonderbare Angabe: Nach Verdunstenlassen des Chloroforms durch Umrühren und Aufblasen des Tropfens kehrte die Empfindlichkeit in einigen Fällen zurück, in anderen Fällen aber hatte *Chlamydomonas* ihre phototactische Empfindlichkeit nach der Chloroformwirkung „vollständig" (soll offenbar heissen: endgiltig) eingebüsst. Das letztere wäre ganz beispiellos und geradezu unbegreiflich; in allen bekannten Fällen schwindet die Anästhese (und nur um eine solche handelt es sich bei Elfving, da ja die Beweglichkeit erhalten blieb) nach Entfernung des Narcoticums, und bei einzelligen Organismen schwindet sie nach meinen Erfahrungen sofort nach der Verdunstung des Chloroforms, die aus unbedecktem Tropfen, ohne jegliche Beihilfe, in weniger als einer Minute erfolgt. — Auch Alkohol in Lösungen von ½—10% hob nach Elfving die phototactische Empfindlichkeit, nicht aber die Bewegung auf, was ich leider nicht nachprüfen konnte. Hier folgt wieder die mir unbegreifliche Angabe: „Ein Rückkehren der Reactionsfähigkeit wurde nicht beobachtet"; also definitive Vernichtung der phototactischen Empfindlichkeit, bei erhaltener Beweglichkeit, in Folge zeitweiliger Alkoholwirkung?

Gonium pectorale (Phototaxis).

Das phototactische Verhalten war im allgemeinen ebenso, wie bei *Chlamydomonas*, d. h. im Kulturgefässe positiv, in Tropfen negativ. Doch ist das Object sehr capriciös; an bestimmten Tagen war, trotz unveränderter Beleuchtungsverhältnisse, ohne jeden ersichtlichen Grund die Stimmung in den Tropfenpräparaten schwan-

kend und zwar mehr positiv, sodass sich Ansammlungen sowohl am Schattenrande als am Lichtrande bildeten, von denen zuweilen die letztere stark überwog; manchmal änderte sich die Stimmung schon in wenigen Minuten merklich. Diese Verhältnisse erschwerten das Experimentiren und complicirten zum Theil die Versuchsergebnisse, doch war das Gesammtergebniss trotzdem klar genug. Dasselbe besteht darin, dass *Gonium*, in auffallendem Gegensatz zu *Chlamydomonas*, sich sehr leicht anästhesiren lässt (die Versuche mit beiden Organismen wurden im Laufe derselben Woche, bei unveränderten äusseren Bedingungen ausgeführt). Auch die Beweglichkeit wird bei *Gonium*, wie bereits erwähnt, durch die Narcotica schon in viel schwächerer Dosis afficirt, als bei *Chlamydomonas*; schon 2,5 % Aetherwasser verlangsamte sich die Bewegung merklich, in 5 % Aetherwasser wurde bereits ein Theil, in 10 % die Mehrzahl der Exemplare unbeweglich.

Es seien zunächst die Versuche mit Aetherlösung besprochen, bei denen die Verhältnisse einfacher liegen. Dieselben fanden an Tagen statt, wo die phototactische Stimmung des Materials in Tropfenpräparaten constant negativ blieb.

Versuch 12.

Das Material wurde in den kleinen Glasröhrchen mit Aetherlösungen vermischt, darauf wurden Hängetropfenpräparate in Feuchtkammern hergestellt.

0 (Controllpräparat in Wasser). Vorzügliche apophototactische Reaction, nur vereinzelte Individuen indifferent.

5 % und 10 % AW. Die schwimmenden Colonien sind gar nicht phototactisch, sie sind im Präparat zerstreut und bewegen sich in verschiedenen Richtungen. Nach 2 Stunden das gleiche Verhalten. — Nun werden die Deckgläser abgenommen und nach Verdunstung des Aethers aus dem Hängetropfen auf Feuchtkammern mit Wasser gelegt: bald sind alle Colonien beweglich und, mit einzelnen Ausnahmen, phototactisch.

Als nach 5 Stunden neue Präparate aus den verkorkten und dunkel aufbewahrten Gläschen entnommen wurden, erwies sich *Gonium* in dem 5 % Aetherwasser merkwürdiger Weise als mit wenigen Ausnahmen gut phototactisch, im 10 % Aetherwasser war es hingegen nach wie vor gänzlich unempfindlich. In der 5 % Lösung hat also mit der Zeit nicht nur die Beweglichkeit wieder zugenommen (cf. p. 18, Anm.), sondern auch die sistirt gewesene Empfindlichkeit ist wiedergekehrt, was ebenfalls auf eine Art Gewöhnung an das Narcoticum hindeutet. Leider konnte diese interessante, aber vereinzelte Beobachtung nicht weiter verfolgt werden.

Versuch 13.

Aus nicht vorher ätherisirtem Material wurden Hängetropfen hergestellt und auf Feuchtkammern mit 0, 2,5, 5 und 10 % Aetherwasser gebracht; die Feuchtkammern 10 Minuten dunkel stehen lassen, damit sich die Hängetropfen mit dem Aether sättigen, hierauf ans Licht gebracht und untersucht. In 0 sammeln sich die Colonien bald am

Schattenrand. in den Aetherpräparaten lässt sich bei directer Beobachtung keine Phototaxis erkennen. Nun 1 Stunde bei gutem Licht stehen lassen.

0. Starke Ansammlung am Schattenrand, nur wenige Colonien zerstreut.

2,5% AW. Ansammlung am Schattenrand etwas geringer und lockerer als in 0, Anzahl der zerstreuten Colonien etwas grösser.

5% und **10% AW.** Gar keine Ansammlung, alle Colonien gleichmässig zerstreut.

Die Präparate werden gewendet. In 0 schnelle Reaction, in 2,5% AW ist die Reaction deutlich träger, in 5% und 10% AW natürlich keine Reaction. Die Beweglichkeit hat jetzt in allen Aetherpräparaten wieder merklich zugenommen.

Nach mehreren weiteren Stunden wurden die Präparate nochmals untersucht; das Verhalten der Aetherpräparate war das gleiche geblieben. — Nun werden die Deckgläser abgenommen und der Aether verdunsten gelassen; alsbald beginnt sich in allen Präparaten eine starke Ansammlung am Schattenrande zu bilden, und auf Wenden erfolgt überall eine prompte Reaction.

In einer dritten Versuchsreihe war das Verhalten dasselbe, nur blieb hier 2,5% Aetherwasser ganz wirkungslos.

Resultat: Die phototactische Empfindlichkeit wird durch 2,5% Aetherwasser höchstens unbedeutend geschwächt, durch 5% und 10% Aetherwasser wird sie gänzlich sistirt.

In den Versuchen mit Chloroformlösungen war es auffallend, dass diese bei gleicher (relativer) Concentration weit schwächer wirkten als die Aetherlösungen, sowohl auf die Beweglichkeit als auf die phototactische Empfindlichkeit, während bei anderen Organismen das Verhältniss eher umgekehrt zu sein pflegte. Dies ist jedenfalls dadurch zu erklären, dass die Kittsubstanzen der Feuchtkammer, namentlich das Paraffin, einen Theil des Chloroforms absorbirten und dadurch die Chloroformlösungen wesentlich geschwächt wurden; denn auf Objectträger unter Deckglas (also ohne Paraffin) wurde die Bewegung des *Gonium* durch 10% Chloroformwasser weit stärker gehemmt als in den Feuchtkammern, mindestens in gleichem Grade wie durch 10% Aetherwasser. Dieser Umstand kam bei *Gonium* wohl deshalb stärker zur Geltung, als bei anderen Organismen, welche in ebensolchen Feuchtkammern untersucht werden mussten, weil die Versuche mit *Gonium*, wegen dessen relativ langsamer Bewegung, bedeutend länger dauerten. — Wie bei *Chlamydomonas*, so bewirkt auch bei *Gonium* das Chloroform einen Umschlag der Apophototaxis in Prosphototaxis; während aber dabei die Empfindlichkeit bei *Chlamydomonas* bis an die Beweglichkeitsgrenze unvermindert erhalten blieb, wird bei *Gonium* die Empfindlichkeit schon durch schwache Chloroformlösungen herabgesetzt und durch etwas stärkere sistirt. Es folgt ein Beispiel.

Versuch 14.

Die Versuchsanstellung war die nämliche wie in Versuch 13. Die Präparate blieben zunächst 15 Minuten im Dunkeln. 10 Minuten nach Belichtung ergab sich folgendes:

0. Dichte Ansammlung am Schattenrand, wenige Colonien zerstreut.

2,5 % CW. (Beweglichkeit normal.) Ansammlung am Lichtrand, weniger dicht als die Ansammlung in 0.

5 % CW. (Beweglichkeit meist normal.) Recht lockere Ansammlung in der Nähe des Lichtrandes.

10 % CW. (Beweglichkeit vermindert, doch noch zahlreiche Exemplare ganz gut schwimmend.) Alles zerstreut, meist in der Mitte des Präparates herumschwimmend.

Nun werden alle Präparate gewendet. Reaction in 0 sehr prompt, in 2,5 % und 5 % CW vorhanden, doch träger, in 10 % CW keine Reaction. Nach weiteren 15 Min. in 0 wieder fast alle Colonien am gegenwärtigen Schattenrand (2,5 % CW durch Zufall verloren), in 5 % CW ist der frühere Zustand erst unvollkommen wiederhergestellt, indem der gegenwärtige Schattenrand verlassen ist und die meisten Colonien sich in der Nähe des gegenwärtigen Lichtrandes befinden, aber noch keine deutliche Ansammlung gebildet haben. In 10 % CW nach wie vor alles zerstreut.

Die Deckgläser von den Chloroformpräparaten abgenommen und nach Verdunstenlassen des Chloroforms auf Feuchtkammern mit H_2O gelegt: Ueberall beginnt sofort starke Reaction, alles geht an den Schattenrand.

Also wird die phototactische Empfindlichkeit durch 10 % CW ganz aufgehoben, durch 5 % und auch noch durch 2,5 % Chloroformwasser mehr oder weniger geschwächt. Die Schwächung der Empfindlichkeit ist daran erkennbar, dass die Reaction trotz normaler Beweglichkeit langsamer erfolgt und die entstehenden Ansammlungen weniger dicht sind, als ohne Chloroformwirkung. — In einer weiteren Versuchsreihe wurde auch durch 10 % CW keine völlige Sistirung, sondern nur eine erhebliche Schwächung der Empfindlichkeit erzielt; da hierbei auch die Beweglichkeit viel weniger afficirt war, so muss die wirkliche Concentration des Chloroforms noch weiter hinter der nominellen zurückgeblieben sein als in dem oben mitgetheilten Versuch.

Pandorina morum (Phototaxis).

Pandorina (zu einer anderen Jahreszeit untersucht als die bisher besprochenen Volvocineen) verhielt sich positiv phototactisch. Es wurden mit ihr nur einige orientirende Vorversuche angestellt, da das Material spärlich war und bald ausging. Immerhin zeigen diese Vorversuche, dass *Pandorina* ziemlich leicht anästhesirbar ist.

Versuch 15.

Das Material in kleinen Gläschen mit gleichviel 20% Aetherwasser vermischt, also die Organismen in 10% Aetherwasser. Die Untersuchung eines aus dem Gläschen entnommenen Tropfens zeigt *Pandorina* meist normal beweglich, aber nicht phototactisch. Nach einiger Zeit wird ein zweiter Tropfen entnommen; jetzt die Pandorinen fast sämmtlich unbeweglich geworden. Der Tropfen bleibt offen stehen, sodass der Aether verdunsten kann. Bald wird *Pandorina* wieder beweglich, lässt aber keine Phototaxis erkennen; erst als der Tropfen nach längerem Offenstehen neuerdings untersucht wird, erweist sie sich wieder als stark phototactisch.

Versuch 16.

a) Ein Deckglas mit tiefem Hängetropfen, welcher ca. 15 sehr gut reagirende Pandorinen enthält, wird 10 Secunden lang auf die Mündung einer Flasche mit Aether gelegt, dann auf eine Feuchtkammer mit H_2O gebracht. Die Pandorinen sind gut beweglich geblieben, aber sind zunächst gegen das Licht ganz indifferent. Nach 5 Min. zeigen 3 Colonien Anzeichen von Phototaxis, und nach 8 Min. sind fast alle wieder stark phototactisch.

b) Ein ebensolches Präparat, mit über 20 Pandorinen, 15 Secunden lang Aetherdämpfen ausgesetzt. Von den Pandorinen ein Theil unbeweglich geworden; die beweglich gebliebenen sind nicht phototactisch, und bleiben so auch nach 20 Min. Nach 40 Min. erwiesen sich erst 3 Colonien als phototactisch, nach 80 Min. war dies bei fast allen beweglichen Colonien der Fall.

Was in diesen Versuchen am meisten auffällt, ist die in ihnen hervortretende nachwirkende Anästhese, d. h. die Fortdauer der Unempfindlichkeit auch nach Entfernung des Narcoticums, während bei allen anderen untersuchten Organismen die eingetretene Anästhese nach der Verdunstung des Narcoticums alsbald schwand. Das verschiedene Verhalten hängt vielleicht damit zusammen, dass aus den *Pandorina*-Colonien, welche ein kugeliges Aggregat von 16 Zellen darstellen, das aufgenommene Narcoticum weniger schnell exosmirt, als aus einzelligen Organismen. Immerhin erscheint die Zeit, während welcher die Anästhese erhalten blieb — in Vers. 16b ca. 1 Stunde — ganz unverhältnissmässig lang; wahrscheinlich verdunstete in Vers. 16 der Aether nur langsam, da die Hängetropfen nicht offen blieben, sondern sofort nach der Aetherisirung auf Feuchtkammern gesetzt wurden. Die ganze Angelegenheit müsste näher untersucht werden, wozu mir leider die Möglichkeit fehlte.

Es muss noch erwähnt werden, dass in Vers. 15 einige beigemischte *Gonium*-Exemplare nach meinen Notizen ebenfalls nach Verdunstung des Aethers zunächst unempfindlich waren und erst nach einiger Zeit (wie viel, ist nicht angegeben) phototactisch

wurden. Dies steht in Widerspruch mit den zahlreichen, sorgfältigen, speciell mit *Gonium* angestellten Versuchen, welche bereits oben besprochen wurden. In diesen trat die aufgehobene Phototaxis stets sehr bald, nachdem die Tropfen offen gelegt wurden, wieder auf; in einem speciellen Fall ist angegeben, dass in einem Präparat, welches 4 Stunden über 10 % Aetherwasser sich befand und in welchem die Colonien fast sämmtlich ganz unbeweglich geworden waren, ca. 1 Minute nach Offenlegung die meisten wieder gut beweglich waren, nach (zusammen) ca. 1½ Minuten die phototactische Reaction begann, und nach wenigen Minuten alle Colonien bereits am Schattenrande versammelt waren. Da die *Gonium*-Colonien nur eine Zellschicht dick sind, so ist auch kaum anzunehmen, dass die Exosmose des Aethers aus dem Organismus längere Zeit erfordern könnte. Ob hiernach die abweichende Angabe im obigen Versuch 15 auf einem Irrthum beruht, oder ob irgendwelche besondere Verhältnisse vorlagen, bleibt dahingestellt.

IV. Die Aenderung der phototactischen Stimmung durch Chloroform.

Im vorigen Capitel wurde bereits kurz erwähnt und ist schon aus den dort mitgetheilten Versuchsprotocollen zu ersehen, dass bei *Chlamydomonas* und *Gonium* durch Chloroform ein Umschlag der phototactischen Stimmung aus negativer in positive bewirkt wird. Mit anderen Worten, das Optimum der Lichtintensität (d. i. diejenige Lichtintensität, bei welcher der Wendepunkt zwischen positiver und negativer Stimmung liegt und bei welcher der Organismus gar nicht phototactisch reagiren würde) wird durch das Chloroform erhöht, sodass das nämliche Licht, welches sonst geflohen wird, unter dem Einfluss des Chloroforms aufgesucht wird. Es ist das eine Wirkung sui generis, eine specifische Nebenwirkung des Chloroforms, die garnicht in das Gebiet der Narkose gehört. Auf diese merkwürdige Erscheinung will ich in folgendem näher eingehen.

Bei *Chlamydomonas* trat diese Wirkung reiner hervor als bei *Gonium*, da *Chlamydomonas* nicht zugleich anästhesirt wird; auch insofern war *Chlamydomonas* günstiger für das Studium dieser Erscheinung, als sie relativ hohe Concentrationen des Chloroforms verträgt, und als ihre normale phototactische Stimmung (in Tropfen-

präparaten bei hellem, diffusem Licht) während der Dauer der Untersuchung stets rein negativ blieb.

2,5 % CW bewirkte nur eine unvollständige Umstimmung. Als ein Hängetropfenpräparat, in dem sich bereits eine normale apophototactische Ansammlung gebildet hatte, auf eine Feuchtkammer mit 2,5 % CW gesetzt worden war, begann in der Ansammlung alsbald eine hin- und hergehende Bewegung, der Schattenrand wurde jedoch nicht verlassen. Da vermuthet wurde, dass der Hängetropfen sich noch nicht mit Chloroform gesättigt habe, wurde nun die Feuchtkammer für einige Minuten im Dunkeln stehen gelassen. Als sie dann wieder einseitigem Licht ausgesetzt wurde, bildeten sich zwei Ansammlungen, eine stärkere am Schattenrand, eine schwächere am Lichtrand; Umstimmung hatte also nur bei der Minderzahl der Individuen stattgefunden, vermuthlich bei denen, deren ursprüngliche Stimmung schwächer negativ war.

5 % bis 40 % CW bewirken eine vollkommene Umstimmung, d. h. es verbleiben keine negativ gestimmten Exemplare, allenfalls einige indifferente, — die grosse Mehrzahl oder selbst alle sammeln sich am Lichtrand. Die Vollständigkeit und die Dichte der Ansammlung nimmt mit steigender Chloroformconcentration zu, wenigstens bis zu 20 % CW (darüber hinaus wird die Beweglichkeit schon zu stark gehemmt). Die prosphototactischen Ansammlungen reagiren beim Wenden des Präparates nicht minder gut, wie die apophototactischen ohne Chloroform.

Die Umstimmung erfolgt sehr schnell. Ein Hängetropfenpräparat, in welchem die Chlamydomonaden eben nach dem Schattenrande zu schwammen, wurde ohne Aenderung der Richtung auf eine Feuchtkammer mit 40 % CW gelegt; im ersten Moment ging die apophototactische Bewegung weiter, aber schon nach einigen Secunden (sobald also der Hängetropfen hinreichend Chloroform absorbirt hatte) wurde die Richtung der Bewegung geändert, und es erfolgte eine Ansammlung am Lichtrand. Ein anderes Mal wurde zu einem kleinen, offenen Tropfen auf einem Objectträger, in welchem ebenfalls die Chlamydomonaden eben auf den Schattenrand losschwammen, direct ein Tropfen 20 % CW zugesetzt: sofort erfolgte eine Umkehr der Bewegungsrichtung.

Manchmal (aber nur ausnahmsweise) gelang die Umstimmung aus unbekannten Gründen weniger leicht; so blieb einmal 10 % CW fast wirkungslos, und auch über 20 % CW erfolgte die Abstimmungsänderung erst nach einiger Zeit.

Die umstimmende Wirkung des Chloroforms geht in den schwächeren Chloroformlösungen allmählich zurück; sie ist um so anhaltender, je stärker die wirkende Lösung ist. Ich lasse einige Beispiele folgen.

Versuch 17.

2,5 % CW (das schon oben erwähnte Präparat). Anfangs zwei Ansammlungen, am Lichtrand und am Schattenrand. 10 Minuten später hat sich die positive Ansammlung schon zerstreut, die meisten Individuen schwimmen in der negativen Hälfte des Tropfens, mehr oder weniger nahe am Schattenrande, umher; es ist also bereits eine negative Ansammlung im Entstehen.

5 % CW. Anfangs mässig dichte Ansammlung am Lichtrande, nur wenige Exemplare zerstreut. Nach 15 Min. nur noch eine geringe Ansammlung am Lichtrande, viel mehr Exemplare zerstreut. Nach 30 Min. alles zerstreut, die negative Hälfte des Tropfens deutlich bevorzugt. Nach 1 Stunde keine wesentliche Aenderung.

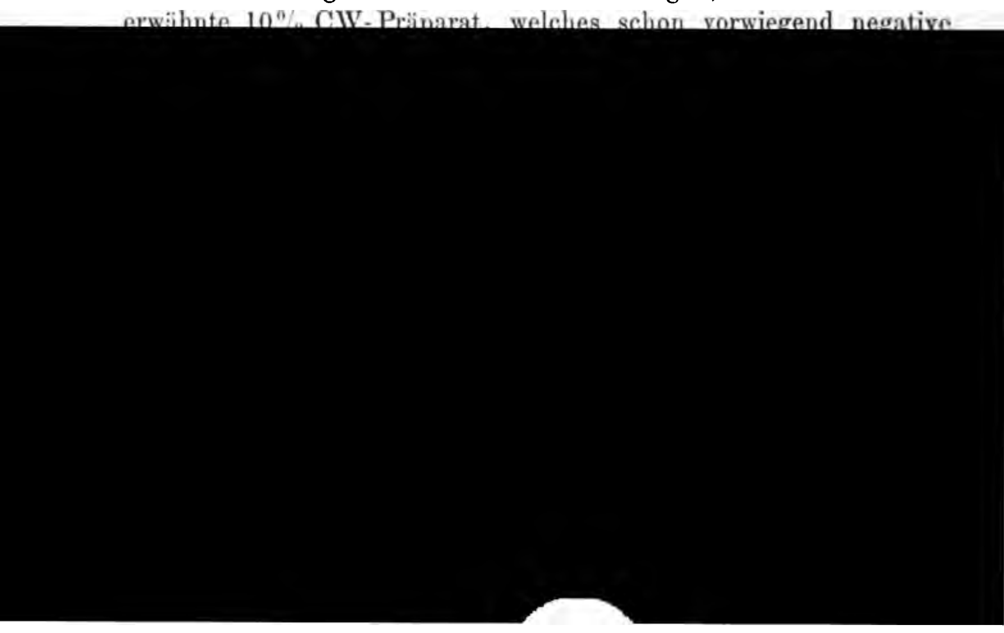
10 % CW verhält sich ungefähr ebenso.

20 % CW. Anfangs dichte Ansammlung am Lichtrand, fast keine zerstreuten Exemplare. Nach 1 Stunde ebenso, nur ist die Ansammlung etwas lockerer geworden, und die Zahl der zerstreuten Exemplare hat zugenommen. Trotz verminderter Beweglichkeit reagirt die positive Ansammlung noch gut auf Wenden des Präparates.

30 % CW. Anfangs ebenso. Nach 1 Stunde sind nur noch wenige Exemplare langsam beweglich, diese fast sämmtlich am Lichtrand, reagiren auf das Wenden so gut als ihre Beweglichkeit es gestattet.

Ein anderes 10 % CW-Präparat, welches am Vormittag hergerichtet war und zunächst positiv reagirte, erwies sich Nachmittags als ziemlich indifferent; noch ein paar Stunden später befand sich die Mehrzahl der Chlamydomonaden am Schattenrand und reagirte auch beim Wenden des Präparates negativ.

Die Ursache dieses Rückganges der umstimmenden Wirkung vermuthete ich anfänglich in der Concentrationsverminderung des Chloroforms, welche in den Feuchtkammern, wie schon früher erwähnt, notorisch stattfindet. Die Ursache kann indess nicht hierin oder wenigstens nicht hierin allein liegen; denn als das letzterwähnte 10 % CW-Präparat, welches schon vorwiegend negative



Ansammlungen, eine positive und eine negative, während andere Individuen indifferent sind; ist aber die Stimmung in einem Präparat sehr gleichmässig, so kann es vorkommen, dass alles sich indifferent verhält. Wenn in einem mit Chloroform behandelten Präparat zufällig ein solcher Zustand zur Beobachtung gelangt, so kann man ihn irrthümlich für einen anästhetischen Zustand halten; doch sind beide ursächlich grundverschieden. Die in Rede stehende Indifferenz rührt daher, dass bei der optimalen Lichtintensität ein Reizanlass überhaupt fehlt; man stelle einen Reizanlass her, indem man das Präparat einseitigem Licht von hinreichend abweichender Intensität aussetzt, und es wird eine Reaction eintreten. Bei der Anästhese hingegen ist ein Reizanlass wohl vorhanden, er wird aber vom Organismus nicht percipirt.

Nach diesem Excurs wenden wir uns zu *Gonium*. Hier bewirken, wie wir sahen, schon relativ schwache Chloroformlösungen (10 % CW) vollständige Anästhese oder schwächen wenigstens die Empfindlichkeit bedeutend. So lange indessen keine vollständige Anästhese eingetreten ist, bewirkt Chloroform auch hier die gleiche Umstimmung, wie bei *Chlamydomonas*. Wenn also in Wasser rein negative Stimmung und in 10 % CW völlige Unempfindlichkeit herrscht, so besteht in 5 % CW positive Stimmung. Als (in einem anderen Versuche) die Stimmung in dem nicht chloroformirten Präparat eine gemischte war (Ansammlung sowohl am Schattenrand wie am Lichtrand), verschwand in 2,5 % und 5 % CW die negative Stimmung ganz, die Individuen verhielten sich theils positiv, theils indifferent. In einem dritten Versuch war die normale Stimmung theils negativ, theils indifferent; in 2,5 % und 5 % CW verschwand die negative Stimmung ganz und die meisten Colonien reagirten positiv. Also bewirkt schon 2,5 % Chloroformwasser einen völligen Stimmungsumschlag, wenigstens insofern, als es die negative Stimmung gänzlich zum Schwinden bringt. Uebrigens gelingt zuweilen auch bei *Gonium* die Umstimmung weniger leicht, ohne dass die Ursache ersichtlich wäre. — Die Dauer der umstimmenden Wirkung wurde hier nicht speciell untersucht, sie scheint aber bei gleicher Concentration der Chloroformlösung erheblich länger zu sein, als bei *Chlamydomonas*, was der auch sonst viel grösseren Empfindlichkeit des *Gonium* für die Wirkung der Narcotica vollkommen entsprechen würde.

Es wäre von Interesse zu erfahren, ob die Stimmungsänderung durch Chloroform eine allgemeine Erscheinung bei phototactischen Organismen ist. Bei den anderen von mir untersuchten phototactischen Objecten *(Euglena* und *Pandorina)* konnte dieselbe nicht hervortreten, da diese Organismen unter den Versuchsbedingungen ohnehin schon positiv gestimmt waren.

Dem Aether geht die umstimmende Wirkung des Chloroforms gänzlich ab. Es wurden hierüber specielle Versuche gemacht, in denen verschiedene Lösungen des Aethers, von ganz schwachen bis zu fast momentan tödtenden, geprüft wurden; bei *Chlamydomonas* wurden mehrere Versuche, bei *Gonium* eine ganze parallele Versuchsserie mit Aether und Chloroform gleichzeitig und unter ganz gleichen Bedingungen ausgeführt. Dies muss besonders betont werden, da Elfving in seiner schon citirten Arbeit (VI, p. 48 ff.) auch in dieser Hinsicht für *Chlamydomonas* Angaben macht, die meinen Befunden schnurstracks zuwider laufen. Elfving erzielte nämlich gerade durch Aetherwasser (Lösungen von 2—5 % Aethergehalt) einen Umschlag der bestehenden negativ phototactischen Stimmung in positive, während Chloroformlösungen keine solche Wirkung ausübten. Worauf diese totale Verschiedenheit unserer beiderseitigen Befunde beruhen könnte, ist mir wiederum ganz unbegreiflich. Elfving operirte mit unbedeckten Tropfen auf Objectträgern und giebt an, dass die Wirkung des Aethers „nach wenigen Minuten“ (also merkwürdig spät!) auffallend wurde. Da nun nach meinen Erfahrungen der Aether aus unbedeckten Tropfen seiner Lösungen sehr schnell verdunstet, so könnte vermuthet werden, dass er die umstimmende Wirkung erst dann ausübt, wenn er nur noch in Spuren anwesend ist. Doch habe auch ich meine äther-



sodass das Narcoticum sich verflüchtigte, so schwand alsbald, wie bereits gesagt, sowohl die vorhanden gewesene Anästhese als die durch Chloroform bewirkte positiv phototactische Stimmung, und die Organismen erwiesen sich als negativ phototactisch. Bei *Chlamydomonas*, wo auch normaler Weise die Stimmung stets negativ blieb, war daran nichts auffallendes. Bei *Gonium* hingegen fiel es auf, dass nach Verflüchtigung des Narcoticums die Stimmung auch dann stark negativ wurde, wenn sie in nicht narcotisirt gewesenen Präparaten gemischt oder selbst positiv war und blieb. Dies zeigt, dass hier nicht einfach eine Rückkehr zum normalen Zustand vorliegt, sondern vielmehr eine eigenthümliche Nachwirkung der Narcotica: Die phototactische Stimmung wird durch vorgängige Einwirkung von Aether und Chloroform beeinflusst, und zwar in dem Sinne, dass das Optimum der Lichtintensität herabgesetzt wird. Ich lasse einige Belege folgen, die sich sämmtlich auf *Gonium pectorale* (Hängetropfen-Präparate) beziehen.

Versuch 18.

a) Aetherwirkung. In 0 (Vergleichspräparat über Wasser) Stimmung gemischt, Ansammlung sowohl am Schattenrand wie am Lichtrand, ein Theil der Exemplare auch indifferent. In 2,5 % AW herrscht unvollkommene, in 5 % und 10 % AW vollkommene Anästhese.

Nun die Deckgläser von den Aetherpräparaten abgenommen und einige Zeit offen gelassen, damit der Aether sich verflüchtigt. Alsbald macht sich in allen 3 Präparaten starke Apophototaxis geltend, und es bilden sich Ansammlungen, die viel dichter und vollständiger sind als in 0: alle Colonien (mit Ausnahme einiger in Theilung begriffener, welche indifferent bleiben) sammeln sich am Schattenrand.

b) Chloroformwirkung. In 0 von Anfang an vorwiegend, zuletzt rein positive Stimmung. In 5 % und 10 % CW unvollständige Anästhese, die noch empfindlichen Exemplare positiv gestimmt.

Nun in den beiden letzteren Präparaten das Chloroform verdunsten lassen. Sofort tritt in beiden starke negative Stimmung auf, es entstehen dichte Ansammlungen am Schattenrand.

Wenn die Stimmung des nicht narcotisirten Materials ohnehin negativ ist, so kann sich die Herabsetzung des Optimums der Lichtintensität nur darin äussern, dass die nach Verflüchtigung der Narcotica eintretende ebenfalls negative Stimmung der normalen gegenüber verstärkt ist. Dies ist nun thatsächlich der Fall; es ergiebt sich das schon daraus, dass die nach vorgängiger Narcotisirung entstehenden negativen Ansammlungen dichter und vollständiger sind, als in nicht narcotisirt gewesenen Präparaten. Einen

schlagenderen Beweis für die obige Behauptung zu führen gelang mir dank dem Umstande, dass die nicht narcotisirten, bei Tageslicht negativ reagirenden Präparate im Dunkelzimmer vor einer Auerlampe positiv reagirten (in Folge der Armuth des Auerlichts an phototactisch wirksamen Lichtstrahlen); die narcotisirt gewesenen Präparate blieben hingegen auch dem Auerlicht gegenüber zunächst negativ gestimmt.

Versuch 19.

Aus mehreren narcotisirten Präparaten (2,5% CW, 5% CW, 10% CW, 10% AW) hatte ich das Narcoticum sich verflüchtigen lassen, worauf am Tageslicht sich in allen eine starke Ansammlung am Schattenrand bildete; sie wurden nun nebst dem zugehörigen, ebenfalls negativ gestimmten Controllpräparat (0) im Dunkelzimmer 40 cm von einer Auerlampe aufgestellt, sodass in allen Präparaten die vorhandene Ansammlung sich am Schattenrande befand. Während in 0 sofort eine Wanderung nach dem Lichtrand begann, blieb in allen narcotisirt gewesenen Präparaten zunächst die Ansammlung am Schattenrande bestehen. Bald darauf begannen freilich auch die drei CW-Präparate positiv zu reagiren, doch war auch noch nach einiger Zeit in ihnen die positive Stimmung bedeutend schwächer als in 0. In dem AW-Präparat blieb die negative Stimmung etwas länger erhalten; als das Präparat gewendet wurde, begann zunächst eine negative Reaction, aber bevor noch der Schattenrand erreicht war, trat positive Stimmung ein. -- Als dann die Präparate ans Tageslicht gebracht wurden, reagirten sie alle wieder negativ.

Aus diesem Versuch ersieht man zugleich, dass die in Rede stehende Nachwirkung der Narcotica eine vorübergehende ist. Allmählich stellt sich auch bei Tageslicht die normale Stimmung wieder her, und zwar um so schneller, je schwächer die wirksam gewesene Lösung des Narcoticums war. Zur Illustration folgt noch ein Versuch.

Versuch 20.

Im 0-Präparat Stimmung (am Tageslicht) rein positiv.

[redacted]

Mengen desselben hervorgerufenen Wirkungen doch noch Spuren des Narcoticums im Präparat verbleiben, die nur langsam verschwinden, und denen eben die besprochene Verschiebung der Lichtstimmung nach der negativen Richtung als specifische Wirkung zukommen könnte; so würde auch das allmähliche Schwinden dieser Wirkung seine Erklärung finden. Ich habe die Richtigkeit dieser Vermuthung nicht zu prüfen versucht. Für wahrscheinlich halte ich sie gerade nicht, in Anbetracht der immensen Flüchtigkeit besonders des Aethers.

Die Verschiebung der Lichtstimmung durch vorgängige Einwirkung der Narcotica ist bisher nur für *Gonium* constatirt. Bei *Chlamydomonas* dürfte sie auch stattfinden und würde sich alsdann mit Hilfe des Auerlichts wohl ebenfalls nachweisen lassen, doch habe ich es versäumt, hier solche Versuche anzustellen. Bei *Euglena* und *Pandorina*, wo die normale Lichtstimmung positiv war, habe ich eine Aenderung derselben nach der Verflüchtigung der Narcotica nicht bemerkt; es ist jedoch nicht unmöglich, dass eine schnell vorübergehende Stimmungsänderung übersehen wurde, — ich habe nicht speciell darauf geachtet, da damals die Frage noch nicht aufgetaucht war.

VI. Zusammenfassung und Discussion der Ergebnisse.

Das unmittelbare Ergebniss unserer Untersuchungen ist, dass viele bewegliche Mikroorganismen aus verschiedenen Verwandtschaftskreisen durch Aether- und Chloroformlösungen geeigneter Concentration anästhesirt werden, d. i. das ihnen normaler Weise zukommende Empfindungsvermögen für äussere Reizanlässe zeitweilig einbüssen und in Folge dessen auf diese Reizanlässe nicht reagiren, trotzdem ihre Beweglichkeit die Ausführung der Reaction gestatten würde. Es betrifft das jedoch nicht alle untersuchten Organismen. Durchgängige Anästhese ganzer Präparate (sodass in den zahlreiche Individuen enthaltenden Präparaten gar keine Reaction eintrat) wurde erzielt bei mehreren Fäulnissbakterien (*Termo I, II* und *III*), *Spirillum tenue, Spirillum spec.*, *Bacillus Solmsii* (hier nur durch Chloroform, nicht durch Aether), *Amylobacter* (hier Anästhese schwierig erzielbar), *Gonium* und *Pandorina*; bei den meisten dieser Organismen war es die

chemotactische, bei einigen überdies auch die aërotactische und osmotactische, bei *Gonium* und *Pandorina* die phototactische Empfindlichkeit, welche sistirt wurde. Bei *Euglena* (Phototaxis) liessen sich höchstens nur einzelne Individuen anästhesiren, während bei *Trepomonas* (Chemotaxis), den Zoosporen von *Saprolegnia* (Chemotaxis und Osmotaxis), bei *Chlamydomonas* (Phototaxis), bei *Beggiatoa* und anscheinend auch bei einer als *Clostridium* bezeichneten Bakterie (Aërotaxis) Anästhese gar nicht erzielt wurde. Wie man sieht, steht die Anästhesirbarkeit in keinem Zusammenhang weder mit der systematischen Stellung der Organismen, noch mit der Art der Reizanlässe, für welche dieselben empfindlich sind; innerhalb eines engeren Verwandtschaftskreises (z. B. der *Volvocineae*) fanden wir sowohl anästhesirbare wie nicht anästhesirbare Organismen, und die Empfindlichkeit für jeden der untersuchten Reizanlässe liess sich bei den einen Organismen sistiren, bei anderen nicht.

Die Erwartung, von der ich ausging, dass nämlich die Empfindlichkeit für Reizanlässe sich durch die Narcotica würde eher aufheben lassen, als andere Functionen, speciell als die Bewegung, hat sich also nicht allgemein bestätigt.

Es wäre indessen nicht zulässig, aus unseren Befunden den Schluss zu ziehen, dass die untersuchten Mikroorganismen sich gegen die Narcotica principiell verschieden verhalten, indem bei einem Theil derselben die Empfindlichkeit durch diese Mittel überhaupt nicht aufgehoben werden kann.

Man muss im Auge behalten, dass unsere Versuche nicht *die* Unterdrückung der Empfindlichkeit überhaupt constatiren können, sondern nur die Unterdrückung der Empfindlichkeit ohne gleichzeitige Unterdrückung der Bewegung; das Ergebniss der Versuche ist also die Resultante zweier verschiedener Wirkungen der Narcotica — ihrer Wirkung auf das Empfindungsvermögen und ihrer Wirkung auf die Beweglichkeit —, die sich bei verschiedenen Organismen in ungleicher Weise combiniren können; während *bei* den einen mit steigender Concentration des Narcoticums die Empfindlichkeit früher aufhört als die Beweglichkeit (wie das bei den Organismen unserer ersten Gruppe zutrifft), kann bei anderen das Umgekehrte der Fall sein. Nun besitzen wir aber zur Erkennung der Empfindlichkeit kein anderes Kennzeichen, als die Ausführung der entsprechenden Reaction, und da bei den tactischen Reizerscheinungen die Reaction durch Vermittelung der Bewegung

ausgeführt wird, so fehlt nach Verlust des Bewegungsvermögens auch das Reactiv für die Empfindlichkeit. Wenn wir also finden, dass die Reactionsfähigkeit unter dem Einfluss der Narcotica so lange anhält, als die Bewegung, so ist daraus noch nicht zu entnehmen, wie sich jenseits dieser Grenze die Empfindlichkeit verhält[1]). Ich halte es zum mindesten für sehr wahrscheinlich, dass bei weiterer Steigerung der narkotischen Wirkung die Empfindlichkeit nicht unbegrenzt (bis zum Tode) fortbesteht, sondern dass sie bei einer gewissen Concentration des Narcoticums aufgehoben wird, ohne dass wir die Möglichkeit haben, dies zu constatiren.

Die Wahrscheinlichkeit dieser Annahme wird einleuchten, wenn wir den specifisch verschiedenen Grad der Beweglichkeit, bei dem Anästhese eintritt (oder, was auf dasselbe herauskommt, das Verhältniss der anästhesirenden und bewegungshemmenden Dosen der Narcotica) bei verschiedenen Organismen in Erwägung ziehen. Bei den einen, z. B. *Termo III*, wird durchgängige Anästhese bereits erreicht, wenn die Beweglichkeit noch gar nicht merklich afficirt ist; um auch die Bewegung zu sistiren, würde hier zweifellos eine beträchtlich stärkere Dosis des Narcoticums erforderlich sein. Bei *Spirillum tenue* ist bei durchgängiger Anästhese die Bewegung schon erheblich verlangsamt. Bei *Bacillus Solmsii* und ebenso bei *Gonium* wird die Bewegung schon durch solche Concentrationen verlangsamt, welche noch keine oder doch keine völlige Anästhese bewirken; diese tritt erst dann ein, wenn bereits ein Theil der Individuen zur Ruhe gekommen ist. Bei *Amylobacter* wird die Bewegung erheblich verlangsamt, bevor noch eine Andeutung von Anästhese sich geltend macht; wenn bereits ein beträchtlicher Procentsatz der Individuen zur Ruhe

1) Dass überhaupt die Empfindlichkeit fortbestehen kann, während die Reactionsfähigkeit unterdrückt ist, habe ich schon früher allgemein ausgesprochen (XVI, p. 184); wir kennen hierfür bereits mehrere concrete Beispiele. Ein solches Beispiel bietet u. a. der Kotyledo der Paniceen-Keimlinge, dessen phototropische Empfindlichkeit fortbesteht, nachdem er mit dem Erlöschen des Wachsthums seine Krümmungsfähigkeit eingebüsst hat; das Reactiv für die Empfindlichkeit liefert hier die phototropische Krümmung des Hypokotyls, der selber nicht empfindlich ist und sich nur unter dem Einfluss eines vom Kotyledo zugeleiteten Reizes krümmen kann (Rothert, XVI, p. 173 ff.). Ein weiteres, für uns gegenwärtig besonders naheliegendes Beispiel hat Czapek (V, p. 199) kennen gelehrt; durch Chloroformnarkose gelang es ihm, die Krümmungsfähigkeit von Keimwurzeln aufzuheben, während die geotropische Empfindlichkeit erhalten blieb, was sich durch die Ausführung einer Nachwirkungskrümmung am Klinostaten manifestirte.

gebracht ist, erweist sich erst ein Theil der beweglich gebliebenen als anästhesirt, und durchgängige Anästhese erfolgt erst bei solchen Dosen der Narcotica, wo nur noch wenige Individuen langsam beweglich bleiben. Bei *Euglena* endlich ist auch in diesem letzteren Stadium der Narkose die Empfindlichkeit nur bei einzelnen Individuen geschwächt oder sistirt — ein Zustand, der bei anderen Organismen ein Vorläufer der allgemeinen Anästhese ist; wäre es möglich, die Narcotisirung noch weiter zu treiben, ohne die Bewegung völlig aufzuheben, so wäre also auch hier durchgängige Anästhese zu erwarten.

Wie man sieht, bilden die genannten Organismen eine continuirliche Reihe, indem der Schwellenwerth für die Anästhese dem Grenzwerth für die Beweglichkeit immer näher rückt und schliesslich mit ihm so ziemlich zusammenfällt. Organismen wie *Chlamydomonas*, welche bis an die äusserste Grenze der Beweglichkeit ihre Sensibilität bewahren, schliessen sich dieser Reihe als ein weiteres Glied an, und es ist nur natürlich, ihr Verhalten dadurch zu erklären, dass ihre Beweglichkeit durchgängig unterhalb des Schwellenwerthes für Anästhese aufgehoben wird.

Die Thatsache, dass auch bei den niedrigsten Lebewesen die Empfindlichkeit für äussere Reizanlässe durch die nämlichen Mittel sistirt wird, wie bei den höheren Thieren, bei *Mimosa* u. s. w., ist schon an sich von hoher Bedeutung. Sie liefert eine schöne Bestätigung für die heutzutage freilich ohnehin herrschende Anschauung, dass die Reizbarkeit in der ganzen belebten Natur dem Wesen nach gleich ist, dass das Empfindungsvermögen bei allen Organismen auf principiell denselben Eigenschaften des Protoplasmas beruht. Angesichts der immer wieder auftauchenden Versuche, die Lebenserscheinungen und speciell auch die Reizbewegungen der niedersten Organismen in grob mechanischer Weise zu erklären, ist ein solches neues Argument zu Gunsten der obigen Anschauung nicht zu verachten.

Der Nachweis, dass viele bewegliche Mikroorganismen anästhesirt werden können, ohne die Beweglichkeit einzubüssen, zeigt ferner in klarster Weise, dass Empfindungsvermögen und Bewegungsvermögen von einander gänzlich unabhängige Eigenschaften sind. Dass bei gewissen Mikroorganismen die Trennung von Empfindung und Bewegung praktisch sich nicht demonstriren lässt, widerspricht

dem nicht; vielmehr bietet die oben näher illustrirte Thatsache, dass das Verhältniss der anästhesirenden und bewegungshemmenden Dosen der Narcotica ein specifisch sehr verschiedenes ist, nur einen weiteren Beweis für den Mangel jeglichen Causalzusammenhanges zwischen Bewegung und Empfindung.

Zugleich liefern die obigen Thatsachen neue concrete Beispiele für die Verschiedenheit der Perception und Reaction, sowie dafür, dass die Empfindlichkeit ein nothwendiger Factor der Reactionsfähigkeit ist. Die principielle Verschiedenheit von Perception und Reaction ist von Pfeffer in verschiedenen seiner grundlegenden Schriften wiederholt betont worden, und Belege für diese Verschiedenheit habe u. a. ich selber in einer früheren Arbeit beigebracht (XVI). Die bisher bekannten, noch wenig zahlreichen Beispiele betreffen jedoch sämmtlich die Reizbewegungen höherer Pflanzen, und es ist in Anbetracht dessen nicht überflüssig, neue Belege aus einem ganz anderen Gebiet beizubringen. Ich möchte hier darauf aufmerksam machen, dass die Wirkung der Decapitation auf die Keimscheide der Gramineen, welche die phototropische und geotropische Empfindlichkeit zeitweilig sistirt, das Wachsthum aber nur verlangsamt (XVI, § 79—82), mit der Wirkung der Narcotica auf gewisse Mikroorganismen eine weitgehende Analogie aufweist.

Da sich die Trennung der Beweglichkeit von der Empfindlichkeit als möglich erwies, so fragte es sich weiter, ob es nicht gelingen würde, mit Hilfe der Narcotica auch die Empfindlichkeiten gegen verschiedene Reizanlässe von einander zu trennen, wenn dieselben bei einem Organismus vereinigt sind. Dass die Empfindlichkeiten gegen verschiedene Reizanlässe (z. B. die phototactische, osmotactische, chemotactische Empfindlichkeit, ja selbst die chemotactischen Empfindlichkeiten gegen verschiedene Kategorien von Reizstoffen), auch wo sie zusammen vorkommen, doch ungleich sind, d. h. auf qualitativ verschiedenen, nicht causal verketteten Eigenschaften des Protoplasmas beruhen, lässt sich schon a priori mit einer an Sicherheit grenzenden Wahrscheinlichkeit erschliessen [1]); experimentelle Beweise hierfür besitzen wir jedoch bisher nur in

1) Vergl. XVIII, p. 383—385 über Chemotaxis und Aërotaxis (hier sind auch die Ansichten Pfeffer's über diesen Gegenstand citirt) und p. 413—415 über das Verhältniss zwischen Chemotaxis und Osmotaxis.

ganz wenigen Fällen. Hierher gehört erstens der von Correns (IV, p. 137) erbrachte Nachweis, dass bei den Keimstengeln einiger Cruciferen durch geeignete Verminderung der Sauerstoffpressung die phototropische Krümmung unmöglich gemacht wird, während eine geotropische Krümmung gleichzeitig ausgeführt wird[1]); zweitens habe ich (XVIII, p. 387) auf eine ganz andere Weise den Beweis geführt, dass bei *Amylobacter* die chemotactischen Empfindlichkeiten gegen Fleischextract und gegen Aether qualitativ ungleich sind. Weitere derartige Fälle sind mir nicht bekannt, eine Vermehrung derselben wäre also jedenfalls sehr erwünscht.

Es erscheint nun a priori möglich, dass, wenn einem Organismus zwei verschiedene Taxieen zukommen, die eine schon durch geringere Dosen der Narcotica aufgehoben werden könnte, als die andere. Wenn eine solche Trennung gelingt, so würde das die Verschiedenheit der beiden Perceptionsacte beweisen, während die Unmöglichkeit der Trennung hinsichtlich unserer Frage begreiflicher Weise noch nichts aussagen würde, denn es ist sehr wohl denkbar, dass zwei von einander unabhängige Eigenschaften des Plasmas doch erst bei der gleichen Concentration des Narcoticums afficirt werden.

Ich habe leider diese Frage nur in wenigen Fällen prüfen können, denn obwohl die Vereinigung zweier (oder selbst mehrerer) Taxieen bei demselben Organismus sehr häufig ist, so sind doch nur selten beide stark genug, damit ihr Verhalten gegenüber den Narcoticis klar hervortreten könnte. Brauchbar zur Untersuchung unserer Frage waren nur die folgenden meiner Objecte: *Termo II* (Proschemotaxis und Prosaërotaxis), *Termo III* (ebenso, und überdies Aposmotaxis) und *Amylobacter* (Proschemotaxis und Apaërotaxis); die Zoosporen von *Saprolegnia* (Proschemotaxis und Aposmotaxis) fallen weg, da bei ihnen Anästhese ohne Aufhebung der Bewegung sich nicht erzielen liess. Eine Trennung von Chemotaxis und Aërotaxis liess sich bei keinem der drei Objecte erreichen, beide

1) Daraus ist freilich nicht ohne weiteres zu schliessen, dass hier die phototropische Perception selber aufgehoben war; die von Correns weiter (p. 138—139) mitgetheilten Versuche und Ueberlegungen zeigen zweifellos, dass auch erst ein weiteres Glied der Reizkette afficirt worden sein kann. Indirect scheint mir aber doch aus dem oben erwähnten Versuch zu folgen, dass auch schon der phototropische Perceptionsact von dem geotropischen Perceptionsact verschieden sein muss, denn sonst könnte der weitere Verlauf beider Reizerscheinungen nicht in ungleicher Weise vom Sauerstoff abhängig sein.

Taxieen wurden bei gleicher Concentration der Narcotica sistirt; zwar schien bei mittleren Concentrationen die Chemotaxis und Aërotaxis der *Termo*-Formen öfters in ungleichem Grade herabgesetzt zu sein, doch kann darauf kein Gewicht gelegt werden, da in verschiedenen Versuchen Differenzen entgegengesetzten Sinnes beobachtet wurden. Hingegen gelang es bei *Termo III*, die Proschemotaxis von der Aposmotaxis zu trennen. Die Chemotaxis gegen 5% Fleischextract wurde hier erst durch 5% Chloroformwasser und 15% Aetherwasser[1]) völlig sistirt, durch 2,5% Chloroformwasser und 10% Aetherwasser wurde sie nur stark herabgesetzt, blieb aber vollkommen deutlich, indem die chemotactische Ansammlung in dem Capillarmund alsbald begann; die osmotactische Repulsion hingegen, welche normaler Weise durch die Fleischextractlösung bewirkt wird, fehlte auch in den letztgenannten Lösungen der Narcotica ganz. Die osmotactische Empfindlichkeit wird somit schon bei geringerer Concentration der Narcotica sistirt, als die chemotactische (und die aërotactische) Empfindlichkeit.

Wenden wir uns nun zu einer näheren Betrachtung der Anästhese und ihrer Bedingungen, so ist zunächst die specifisch ungleiche Empfänglichkeit verschiedener Organismen für die Anästhese hervorzuheben. Nicht nur das Verhältniss der Concentrationen, welche die Empfindung und die Bewegung aufheben, ist (wie wir kürzlich sahen) ein sehr wechselndes, sondern auch die absolute Concentration der Narcotica, welche eben genügt, um durchgängige Anästhese hervorzurufen (der anästhesirende Schwellenwerth), ist bei verschiedenen Organismen sehr ungleich. So genügte beispielsweise zur völligen Sistirung der Chemotaxis bei *Termo III* schon 5% Chloroformwasser, bei *Termo I* und *II* war hierzu 10%, bei *Spirillum tenue* 20%, bei *Amylobacter* 40% Chloroformwasser erforderlich. Zwar war die Dosirung meiner Lösungen nicht sehr genau, und die factisch bestehende Concentration mag in manchen Versuchen nicht unbeträchtlich hinter der nominellen zurückgeblieben sein; im Versuch mit *Amylobacter*, welcher gerade die höchste Concentration erforderte, war dies jedoch bestimmt nicht der Fall, und die obigen Differenzen sind

---

1) Ich erinnere daran, dass ich die Concentration der Narcotica nicht in absoluten Procenten, sondern in Procenten der gesättigten wässerigen Lösungen ausdrücke.

überhaupt viel zu gross, als dass es möglich wäre, sie auf diese Fehlerquelle zurückzuführen; es ist sicher, dass der anästhesirende Schwellenwerth des Chloroforms (und ebenso des Aethers) für die einen Organismen mehrfach höher ist als für die anderen, und dass die einen Organismen schon durch solche Lösungen der Narcotica völlig anästhesirt werden, welche auf andere noch ohne jegliche Wirkung sind. Einen weiteren Beweis liefern hierfür die auf p. 27 erwähnten Fälle, wo im nämlichen Präparat mehrere Organismen mit ungleichem anästhesirendem Schwellenwerth gleichzeitig der Chloroformwirkung ausgesetzt wurden.

Dass auch die Resistenz gegen die bewegungshemmende Wirkung der Narcotica specifisch verschieden ist, und zwar in nicht minderem Grade, wurde bereits in Cap. II (p. 16—17) gesagt und in ausreichender Weise durch Beispiele belegt, nur würde hier die Reihenfolge der Organismen anders ausfallen.

Die Thatsache, dass die Mikroorganismen (sogar einander systematisch recht nahestehende, wie z. B. *Gonium* und *Chlamydomonas*) eine specifisch verschiedene Empfänglichkeit für die Narkose besitzen, ist für die Kenntniss der Narkose überhaupt von grosser Bedeutung. Overton, welchem wir sehr wichtige Aufklärungen über die Narcotica und die Narkose im allgemeinen verdanken, ist bei seinen ausgedehnten Untersuchungen zu einem wesentlich verschiedenen Ergebniss gelangt; er lehrt, dass die Höhe der narkotisch wirkenden Concentration eines gegebenen Stoffes nur durch den Differenzirungsgrad der Zellen resp. durch die Organisationsstufe der Organismen bestimmt wird und somit für grosse Kategorien von Zellen resp. Organismen nahezu constant ist. Schon in seiner ersten Mittheilung (XII, p. 34) giebt Overton an, dass „die weniger differenzirten thierischen Zellen, z. B. die Ei- und Spermazellen, die Furchungskugeln, die Flimmerepithelien, die Protozoen etc., ihre Functionen einstellen bei fast genau derselben Concentration der Alkohole und der meisten anderen Verbindungen dieser Gruppe (d. i. der Narcotica, mit ausdrücklichem Einschluss von Aether und Chloroform), wie die Pflanzenzellen"; „bei den Ganglienzellen der höheren Thiere . . . genügen schon viel geringere Concentrationen der betreffenden Verbindungen, um die Functionen derselben aufzuheben, um die Zellen zu narcotisiren". Noch bestimmtere Angaben finden sich in Overton's neuestem grösserem Werk „Studien über die Narkose" (XIV); hier heisst es z. B. in der Zusammenfassung der Ergebnisse (p. 185): „Aether und Chloro-

form narcotisiren Menschen, Säugethiere, Kaulquappen und Entomostraken bei ungefähr derselben Concentration in dem Blutplasma (Aether 1 : 400, Chloroform 1 : 4500 bis 1 : 6000) . . . . . Dagegen werden die verschiedenen Gruppen der Würmer meistens erst von den doppelten bis dreifachen Concentrationen der indifferenten Narcotica als die zur Narkose von Kaulquappen erforderlichen narkotisirt. Zur Narkose von Pflanzenzellen, Protozoen, Flimmerzellen etc. sind meistens 6—10fach höhere Concentrationen der indifferenten Narcotica erforderlich als zur Narkose von Kaulquappen; nur bei solchen indifferenten Narcotica, die in Wasser leichter löslich sind als in Olivenöl, wie z. B. bei Methyl- und Aethylalkohol oder bei Aceton, ist der Unterschied dieser Concentrationen bedeutend geringer". Hiernach würden also specifische Differenzen der Empfänglichkeit für die Narcose innerhalb sehr ausgedehnter Verwandtschaftskreise, u. a. im ganzen Pflanzenreich nebst den Protozoen, garnicht resp. nur in ganz engen Grenzen bestehen. Bewiesen wird freilich in dem genannten Werk nur der erste Satz des Citats; alle auf andere Organismen bezüglichen Angaben des Buches sind nur laconische Hinweise auf noch unpublicirte Untersuchungen des Verfassers. Overton sagt nichts darüber, was er bei den Pflanzenzellen und Protozoen unter Narkose versteht (man kann nur vermuthen, dass es bei ersteren die Sistirung der Plasmaströmung, bei letzteren die Sistirung der Bewegung ist), auch bleibt es vorläufig unbekannt, auf wie viele und welche Objecte aus diesen Klassen sich sein Schluss stützt. Um also ein Urtheil darüber zu gewinnen, ob Overton's Lehre genügend begründet ist, muss man die detaillirte Publication seiner breit angelegten Untersuchungen abwarten, der gewiss viele Physiologen mit Spannung entgegensehen. Wenn, wie ich vermuthe, Overton nur wenige Pflanzenzellen und Protozoen hat untersuchen können, so dürften sich vielleicht bei weiteren Studien auch bei diesen ähnliche specifische Differenzen ergeben, wie ich sie bei Mikroorganismen fand; denn anderweitige Erfahrungen[1]) lassen ein so gleichmässiges Verhalten, wie es Overton behauptet, bei Pflanzen wenigstens a priori als keineswegs wahrscheinlich erscheinen. Aber auch wenn die Angaben Overton's für die höheren Pflanzen

1) Ich erinnere beispielshalber nur daran, dass die Verminderung der Sauerstoffspannung (deren Wirkung in gewisser Hinsicht der Narkose vergleichbar ist) für verschiedene Pflanzen einen sehr ungleichen Grad erreichen muss, um das Wachsthum, die Reizbarkeit etc. zu sistiren.

sich in vollem Umfange bestätigen sollten, würde dies mit meinen Befunden nicht gerade unvereinbar sein; denn bei den niedersten Lebewesen sind die physiologischen Eigenschaften im allgemeinen so viel mannigfaltiger, als bei den höheren Pflanzen[1]), dass es gar nicht zu verwundern wäre, wenn auch ihre Empfänglichkeit für die Narkose sich als erheblich variabler herausstellen würde, als die der letzteren. Jedenfalls lässt sich auf Grund meiner Ergebnisse mit Sicherheit sagen, dass die Overton'sche Lehre eine allgemeine Geltung nicht haben kann: für die von mir untersuchten Mikroorganismen gilt sie jedenfalls nicht, und die specifisch verschiedene Resistenz der Mikroorganismen gegen die Wirkungen der Narcotica wird man bei künftigen allgemeinen Erörterungen über die Narkose nicht aus den Augen lassen dürfen.

Wenn wir diejenigen Dosen der beiden benutzten Narcotica betrachten, welche eine ungefähr gleich starke physiologische Wirkung ausüben, so zeigt sich, dass auch das gegenseitige Verhältniss der gleichwerthigen Concentrationen von Aether und Chloroform nicht constant ist, sondern für verschiedene Organismen verschieden ausfällt. Von den Beispielen, welche sich aus der Zusammenstellung der im Cap. III mitgetheilten Beobachtungen ergeben, seien hier einige angeführt. Bei *Amylobacter* haben gleichprocentige Lösungen des gesättigten Aetherwassers und Chloroformwassers so ziemlich die gleiche Wirkung sowohl auf die Bewegung wie auf die Empfindlichkeit: 20% AW und 20% CW sind einander ungefähr gleichwerthig. ebenso 30% AW und 30% CW, 40% AW und 40% CW (cf. Vers. 7 und 8); die Wirksamkeit der beiden Narcotica verhält sich hier also umgekehrt wie ihre Löslichkeit in Wasser (cf. p. 8/9), d. h. Chloroform wirkt ca. 10mal stärker als Aether, was dem von Overton angegebenen (auf p. 57 citirten) Verhältniss ziemlich gut entspricht. Bei *Termo II* (Vers. 5) muss die relative Concentration des Aetherwassers doppelt so hoch genommen werden, wie diejenige des Chloroformwassers, um gleiche Wirkung zu erzielen;

1) Um bei dem in der vorigen Anmerkung benutzten Beispiel zu bleiben, sei daran erinnert, wie ausserordentlich mannigfaltig das Sauerstoffbedürfniss bei verschiedenen Bakterien ist, im Gegensatz zu der relativen Einförmigkeit bei höheren Pflanzen. Auch auf die grosse Mannigfaltigkeit der durch verschiedene Bakterien verwertheten und die Athmung vertretenden Energiequellen sei hingewiesen.

20% AW ist hier gleichwerthig mit 10% CW, 10% AW mit 5% CW. Bei *Termo III* endlich liegt das Verhältniss noch mehr zu Gunsten des Chloroforms: 5% Aetherwasser blieb hier wirkungslos, während 5% Chloroformwasser die chemotactische und aërotactische Empfindlichkeit schon durchgängig sistirte; gleiche Wirkung hatten 5% AW mit 1,25% CW, 10% AW mit 2,5% CW, 15% AW mit 5% CW. Hier wirkt also Chloroform schon 30—40 mal stärker als Aether. — Diese Differenzen sind wiederum viel zu gross, als dass sie durch Ungenauigkeiten in der Dosirung der Lösungen erklärt werden könnten, und die Annahme scheint unabweisbar, dass die Mikroorganismen auch in Bezug auf das Verhältniss ihrer Resistenz gegen Aether und gegen Chloroform erhebliche specifische Differenzen aufweisen.

Den extremsten Fall in dieser Richtung bietet jedoch *Bacillus Solmsii* dar, bei dem die chemotactische Empfindlichkeit schon durch 10% Chloroformwasser völlig sistirt wurde, während Aetherwasser bis zu 30% dieselbe gar nicht zu afficiren schien. Anfänglich glaubte ich daraus entnehmen zu müssen, dass bei diesem Organismus Aether und Chloroform principiell ungleich wirken, indem wohl das letztere, nicht aber der erstere Anästhese zu bewirken vermag, — was ein ganz beispielloses Verhalten wäre. Als ich jedoch nach Abschluss meiner Untersuchungen eine allgemeinere Uebersicht über deren Ergebnisse gewann, fand ich, dass ein solcher Schluss sich nicht mit Nothwendigkeit ergiebt. Ueberblicken wir nämlich die eben angeführte Reihe von Beispielen, so erscheint es a priori sehr wohl denkbar, dass das specifische Verhältniss der Resistenz gegen die beiden Narcotica bei *Bacillus Solmsii* noch mehr zu Ungunsten des Aethers liegt, als bei *Termo III*, dass also erst eine stärkere Aetherlösung als 30% AW mit 10% CW physiologisch gleichwerthig sein würde; leider habe ich seinerzeit noch stärkere Aetherlösungen nicht zu verwenden versucht, da schon in 30% AW die Beweglichkeit des *Bacillus Solmsii* stark herabgesetzt war.

Unabhängig von den specifischen Differenzen machen sich auch bedeutende individuelle Differenzen der Empfänglichkeit für die Anästhese bemerklich. So wurde bei *Spirillum tenue* (Versuch 6) ein Theil der Individuen schon durch 10% Aetherwasser anästhesirt; in 20% Aetherwasser war dies bei den meisten

Individuen der Fall, es blieb aber doch noch eine hinreichende Anzahl empfindlich, um allmählich eine deutliche chemotactische Ansammlung bilden zu können; erst bei 30% war die Anästhese durchgängig. So erforderten also die einen Individuen eine 3mal höhere Aetherconcentration zur Anästhese, als andere. Derartige individuelle Verschiedenheiten wurden bei allen anästhesirbaren Organismen sicher constatirt, deren Grösse die Beobachtung des Verhaltens einzelner Individuen gestattete. Aber auch da, wo dies nicht möglich war, wie bei den *Termo*-Bakterien, ist die in schwächeren Lösungen der Narcotica beobachtete Verminderung der zu Stande kommenden Ansammlungen höchst wahrscheinlich ebenfalls darauf zurückzuführen, dass ein gewisser, mit steigender Concentration des Narcoticums zunehmender Procentsatz der Individuen anästhesirt war; so erreichte z. B. bei *Termo I* (Versuch 4) die chemotactische Ansammlung in 2,5% Aetherwasser selbst nach längerer Zeit nur etwa die halbe Dichte wie in dem Controllpräparat, in 5% Aetherwasser war die Differenz schon viel bedeutender, in 10% Aetherwasser sammelten sich nur ganz wenige Bakterien in der Capillare mit Fleischextract, und erst bei 20% Aetherwasser war die Chemotaxis durchgängig geschwunden. — Dass auch die Resistenz gegen die bewegungshemmende Wirkung der Narcotica in nicht minderem Grade individuell verschieden ist, wurde in Cap. II dargethan.

Die beobachteten individuellen Differenzen sind ebenfalls von Bedeutung gegenüber der kürzlich besprochenen Lehre Overton's; es zeigt sich, dass die zur Narkose erforderliche Concentration der Narcotica schon für die verschiedenen Individuen eines Mikroorganismus in einem mikroskopischen Präparat in weiteren Grenzen schwankt, als dies nach Overton bei Pflanzenzellen und Protozoen überhaupt der Fall sein soll.

Individuelle Differenzen der physiologischen Eigenschaften sind bei lebenden Organismen eine ganz allgemeine Erscheinung, und insofern ist an den oben erwähnten Beobachtungen nichts Auffallendes. Es ist aber immerhin interessant, sich zu überzeugen, dass auch schon bei den einfachsten, am wenigsten differenzirten Lebewesen die Individualität eine so bedeutende Rolle spielt. Die Sache scheint bisher wenig beachtet worden zu sein, doch dürften auch in vielen anderen Hinsichten die Mikroorganismen ebenso erhebliche individuelle Differenzen aufweisen; sicher ist dies z. B. bezüglich der Lichtstimmung phototactischer Zoosporen und Vol-

vocineen der Fall (cf. Strasburger, XIX, p. 17), wovon ich mich bei den letzteren selber zu überzeugen Gelegenheit hatte. Ich möchte sogar glauben, dass die individuellen Differenzen, ebenso wie die specifischen, gerade bei den niedersten Organismen besonders gross sind; denn bei höheren Pflanzen erreichen die Schwankungen der physiologischen Eigenschaften innerhalb der kleinen systematischen Einheiten kaum so hohe Werthe, wie die oben angeführten, und wo wirklich bedeutende Differenzen beobachtet werden, sind dieselben meist nicht rein individueller Natur, sondern sind durch den Entwickelungszustand, die äusseren Umstände, die Vorbehandlung oder durch pathologische Zustände bedingt.

Charakteristisch für die anästhesirende Wirkung des Aethers und Chloroforms auf die Mikroorganismen ist es, dass dieselbe nur von der Concentration, nicht aber von der Dauer der Einwirkung abhängt. Wenn eine bestimmte Lösung einen gegebenen Organismus überhaupt zu anästhesiren vermag, so tritt die Anästhese momentan in dem definitiven Grade auf, dauert so lange, als die Concentration der Lösung wesentlich unverändert bleibt, und hört momentan auf, sowie das Narcoticum sich verflüchtigt resp. seine Concentration unter eine gewisse Grenze sinkt. Solche Lösungen hingegen, welche nicht sofort anästhesiren, thun dies auch nach längerer Einwirkung nicht.

Dass die Anästhese sofort eintritt, davon kann man sich überzeugen, indem man die den Organismus enthaltende Flüssigkeit direct mit einer geeigneten Lösung des Narcoticums vermischt, z. B. in den in der Einleitung erwähnten kleinen Gläschen; bringt man sofort nach erfolgter Vermischung einen Tropfen auf den Objectträger, so findet man die überhaupt erreichbare Anästhese bereits voll erreicht. Wird die Vermischung in Tropfen auf dem Objectträger vorgenommen, so ist die Sache noch deutlicher. Dass die Anästhese ebenso schnell wieder schwindet, geht aus folgendem hervor. Nimmt man von einem mit einem Deckglas bedeckten Präparat, in dem seit vielen Minuten die Anästhese unverändert fortbesteht, das Deckglas ab, sodass der Tropfen offen bleibt, und das Narcoticum sich verflüchtigen kann, so genügen meist 20 Secunden (vielleicht in Wirklichkeit auch weniger), damit die sistirt gewesene

Empfindlichkeit der Organismen sich vollkommen wiederherstellt; ebenso, wenn man ein Hängetropfenpräparat, das sich auf einer Feuchtkammer mit Narcoticumlösung befand, offen liegen lässt oder auf eine Feuchtkammer mit reinem Wasser bringt. Da nun die Verflüchtigung des Narcoticums immerhin eine gewisse Zeit braucht, so kann man sagen, dass die Anästhese nach erfolgter Verflüchtigung wirklich momentan verschwindet[1]).

Dieses momentane Eintreten und Schwinden der Anästhese mag auf den ersten Blick befremdlich erscheinen, da bei höheren Thieren und Pflanzen die Narcotica immer eine gewisse Zeit einwirken müssen, bevor die Anästhese beginnt, und andererseits die einmal eingetretene Anästhese nach Entfernung des Narcoticums immer noch eine Zeit lang, eventuell Stunden lang, anhält. Wenn wir uns jedoch auf den Boden der von Overton über die Narkose entwickelten Anschauungen stellen, so werden wir sehen, dass von den Mikroorganismen eben ein solches Verhalten a priori zu erwarten ist, wie es thatsächlich gefunden wurde. Overton hebt hervor (z. B. XIII, p. 123), dass für die physiologische Wirkung eines Narcoticums (wie auch anderer Stoffe) nicht seine Concentration in der Aussenluft oder in der Aussenflüssigkeit, sondern seine Concentration in dem Imbibitionswasser des Protoplasmas maassgebend ist. Damit zwischen der Concentration im Aussenmedium und derjenigen im Imbibitionswasser des Protoplasmas ein Gleichgewichtszustand sich herstelle, ist eine gewisse Zeit erforderlich, deren Dauer je nach der Grösse und den sonstigen Eigenschaften des Organismus sehr verschieden sein wird; ebenso ist eine für verschiedene Organismen ungleich lange Zeit erforderlich, damit nach Entfernung des Narcoticums aus dem Aussenmedium dasselbe auch aus dem Organismus eliminirt werde. Die Dauer dieser Zeiten hängt u. a. natürlich auch davon ab, wie leicht der betr. Stoff in das lebende Protoplasma eindringt. Nun hat Overton andererseits nachgewiesen (XII, p. 21—23, 33; XIV, p. 29/30), dass das Protoplasma der verschiedensten Organismen für fast alle Narcotica, speciell auch für Aether und Chloroform, vollkommen permeabel ist, sodass z. B. Plasmolyse durch diese Stoffe nicht erzielbar ist. In Anbetracht dessen ist zu erwarten,

1) Eine nicht hinreichend aufgeklärte Ausnahme bildet das am Schlusse des Cap. III besprochene Verhalten von *Pandorina* und einiger *Gonium*-Colonien (in einem Versuch, während in allen anderen Versuchen *Gonium* sich der Regel fügte).

dass bei den winzigen einzelligen Organismen, auf die sich meine Untersuchungen erstrecken, die Concentration eines Narcoticums im Imbibitionswasser mit der Concentration desselben in der Aussenflüssigkeit in unmessbar kurzer Zeit ins Gleichgewicht treten muss.

Weiter gehören nach Overton (XIII, p. 128) die Narcotica in Bezug auf ihre physiologische Wirkungsweise zu einer Gruppe von Substanzen, „bei denen sich innerhalb kurzer Zeit ein Gleichgewichtszustand zwischen der Concentration der Lösung und dem physiologischen Verhalten des Organismus herstellt, in der Weise dass, so lange die Concentration der Lösung constant bleibt, auch der physiologische Zustand des Organismus sich auf lange Zeit hindurch im wesentlichen unverändert hält", wofern, sei hinzugefügt, das Narcoticum keine störenden Nebenwirkungen hat. So werden (l. c., p. 123) Kaulquappen durch eine Aetherlösung von geeigneter Concentration in wenigen Minuten vollständig narcotisirt, und so lange diese Concentration erhalten bleibt, dauert auch die Narkose an, während sie nach Herabsetzen der Concentration in wenigen Minuten vorübergeht; die Narkose kann bis 48 Stunden dauern, ohne den Tod zu verursachen. — Ganz ebenso verhält es sich nun auch mit der Anästhese unserer Mikroorganismen, nur dass, entsprechend ihrer viel geringeren Grösse, der Eintritt und das Vorübergehen der Anästhese viel schneller erfolgt. Die Anästhese der Mikroorganismen bestätigt also vollkommen die dargelegten allgemeinen Anschauungen Overton's.

Merkwürdiger Weise ist die Wirkungsweise der Narcotica auf die Bewegung der Mikroorganismen eine ganz andere. Wie im Cap. II dargelegt ist, hängt hier die Wirkung nicht nur von der Concentration des Narcoticums, sondern auch von der Einwirkungsdauer ab. Wenn wir von sehr schwachen Lösungen, welche auf die Dauer wirkungslos bleiben, und in denen event. sogar normale Weiterentwickelung möglich ist (Vers. 3, p. 20), sowie von sehr starken Lösungen, welche die Bewegung sofort zum Stillstand bringen, absehen, so lässt sich sagen, dass die Bewegung der Mikroorganismen durch die Narcotica mit der Zeit immer stärker afficirt wird; bei schwächeren Lösungen kann sich die allmähliche Steigerung der Wirkung auf Stunden oder Tage ausdehnen, und eine Lösung, die zunächst ohne merkliche Wirkung blieb, kann nach einiger Zeit die Bewegung ganz aufheben und wahrscheinlich den Tod herbeiführen. Ja es kann vor-

kommen, dass Organismen, deren Bewegung durch das Narcoticum noch nicht ganz sistirt gewesen war und sich nach Entfernung des Narcoticums zunächst wieder steigerte, doch nach einiger Zeit absterben; sie haben also schon vor der Aufhebung der Bewegung durch das Narcoticum eine bleibende Schädigung erfahren.

Eine solche Wirkungsweise ist von der eigentlich narkotischen Wirkung ganz verschieden; sie entspricht vielmehr der von Overton (XIII, p. 128/129) als „progressiv“ bezeichneten Wirkungsweise des Allylalkohols, der Blausäure u. a.; die Beschreibung, welche Overton von der Wirkung des Allylalkohols auf die Wurzelhaare von *Hydrocharis* giebt, stimmt im Princip mit der Wirkung der Narcotica auf die Bewegung der Mikroorganismen überein.

Es scheint somit, dass Aether und Chloroform auf die Bewegung der Mikroorganismen eine zweifache Wirkung ausüben: eine eigentliche narkotische Wirkung, und eine progressive, giftige Nebenwirkung; der ersteren können wir nur diejenige Beeinflussung der Bewegung zuschreiben, welche sich, ebenso wie die Anästhese, alsbald geltend macht und nach Entfernung des Narcoticums alsbald wieder schwindet. Unsere Versuche zeigen, dass schon solche schwache Lösungen, welche noch gar keine narkotische Wirkung haben, auf die Dauer eine schädigende Nebenwirkung ausüben können. Was von der schnell eintretenden Wirkung der stärkeren Lösungen auf Rechnung der Narkose und was auf Rechnung der Vergiftung zu setzen ist, lässt sich nicht ohne weiteres entscheiden, wenigstens reichen unsere, nicht speciell auf diesen Punkt gerichteten Versuche nicht dazu aus.

Nach Erledigung unserer hauptsächlichsten Ergebnisse über die Narkose haben wir noch einige Punkte kurz zu behandeln, über die ich nur wenige Beobachtungen gesammelt habe. Dahin gehört zunächst die Frage, ob die Empfindlichkeit durch die Narcotica nur gänzlich sistirt werden kann, oder ob durch geeignete Dosen derselben auch eine blosse Abschwächung der normalen Empfindlichkeit möglich ist? Da die Empfindlichkeit ein quantitativer Begriff ist, da sie notorisch bei demselben Object örtlich und zeitlich einen verschiedenen Werth haben kann, so ist diese Frage berechtigt. Ich habe einige Beobachtungen an phototactischen Organismen (*Euglena* und *Gonium*) gemacht, welche dafür sprechen, dass solche Lösungen der Narcotica, welche zu schwach

sind, um völlige Anästhese hervorzurufen, doch den Grad der Empfindlichkeit deutlich herabsetzen können. Die Verminderung der Empfindlichkeit war daran zu erkennen, dass die Objecte in weniger gradliniger Bahn nach der Lichtquelle (oder von ihr weg) schwammen, dass sie sich weniger dicht an den Lichtrand resp. Schattenrand des Tropfens herandrängten, dass sie trotz unverminderter Beweglichkeit doch weniger schnell auf einen Wechsel der Lichtrichtung reagirten. — Eine ebensolche Schwächung der Empfindlichkeit dürfte wohl auch bei anderen Objecten vorgekommen sein, und ich halte es für wahrscheinlich, dass allgemein der völligen Aufhebung der Empfindlichkeit eine blosse Schwächung derselben vorausgeht, doch ist es bei unseren Objecten meist schwer, dies sicher zu constatiren. Die bei allen anästhesirbaren chemotactischen Organismen beobachtete Herabsetzung der Chemotaxis durch gewisse schwächere Narcoticumlösungen ist wahrscheinlich nicht nur dadurch bedingt, dass nur ein gewisser Procentsatz der Individuen anästhesirt war, sondern daneben auch dadurch, dass bei einem anderen Theil derselben die Empfindlichkeit vermindert war.

Eine weitere Frage ist, ob die anästhesirende Wirkung der Narcotica durch das Licht beeinflusst wird. Diese Frage tauchte auf, da Josing (IX) bei der Untersuchung der Protoplasmaströmung die interessante Beobachtung machte, dass dieselbe durch Aether und Chloroform nur im Dunkeln sistirt, durch Beleuchtung aber wiedererweckt wird. Ich habe daher bei mehreren meiner Objecte (den Volvocineen, *Beggiatoa*) darauf geachtet, ob nicht etwa ein ähnlicher Einfluss des Lichtes auf die Anästhese besteht. Das Ergebniss war durchaus negativ: die Organismen verhielten sich ganz gleich, ob die Einwirkung der Narcotica im Dunkeln oder am Licht stattfand. Bezüglich der übrigen Objecte, bei denen ich Anästhese erzielte, ist ebenfalls sicher, dass das Licht das Zustandekommen der Anästhese nicht verhindert, da die Versuche sämmtlich am Licht stattfanden.

Nach anderweitigen Erfahrungen konnte neben der narkotischen Wirkung in stärkeren Lösungen des Aethers und Chloroforms eine stimulirende Wirkung derselben Substanzen in schwächeren Concentrationen (resp. auch zu Beginn der Wirkung stärkerer Lösungen, als Vorläufer der narkotischen Wirkung) erwartet werden; dieselbe

hätte in einer Steigerung der Beweglichkeit sowie der Empfindlichkeit gegen Reizanlässe zum Ausdruck kommen können. Eine solche stimulirende Wirkung habe ich im allgemeinen jedoch nicht beobachtet; freilich habe ich darnach nicht speciell gesucht und kann ihre Möglichkeit daher nicht leugnen; vielleicht würde sie erst in schwächeren Lösungen auftreten, als die von mir verwandten.

Einige wenige gelegentliche Beobachtungen, die auf eine stimulirende Wirkung der Narcotica hindeuten, mögen hier kurz angeführt sein. 1. Bei *Chlamydomonas* schien einmal in 20 % Aetherwasser die phototactische Empfindlichkeit deutlich gesteigert zu sein (Vers. 10); es sei erinnert, dass für diesen Organismus, den zu anästhesiren überhaupt nicht gelang, die genannte Aetherlösung eine relativ schwache ist. 2. In dem am Schluss des Cap. II beschriebenen Kulturversuch mit einer Fäulnissbakterie wurde die Entwickelung durch 10 % Aetherwasser erheblich gesteigert.

Einige ebenfalls vereinzelte und gelegentliche Beobachtungen deuten auf die Möglichkeit einer allmählichen Gewöhnung der Mikroorganismen an schwächere Lösungen der Narcotica hin, indem die anfänglich vorhandene Wirkung dieser Lösungen mit der Zeit vorüberzugehen scheint. 1. Die soeben erwähnte Begünstigung der Entwickelung eines Fäulnissbakteriums durch 10 % Aetherwasser trat erst nach einigen Tagen hervor, während nach dem ersten Tage die Entwickelung eher etwas gehemmt schien. 2. Bei *Gonium* fand ich einigemal in 2,5 % bis 10 % Aetherwasser die anfänglich mehr oder weniger herabgesetzte Beweglichkeit nach einiger Zeit wieder gesteigert, eventuell selbst normal geworden (näheres p. 18, Anm.). 3. Bei *Gonium* erwies sich einmal in 5 % Aetherwasser die anfänglich sistirte phototactische Empfindlichkeit nach einigen Stunden als wieder vorhanden (Vers. 12). — Inwieweit diese Beobachtungen, besonders die unter 2. genannte, sich mit der oben besprochenen progressiv schädigenden Wirkung der Narcotica in Einklang bringen lassen, muss ich mangels näherer Untersuchungen dahingestellt sein lassen.

Es bleiben noch die merkwürdigen, von der Narkose gänzlich verschiedenen Wirkungen zu besprechen, welche Chloroform und z. Th. auch Aether auf die Lichtstimmung phototactischer Organismen ausüben.

Die negative Lichtstimmung von *Gonium* und *Chlamydomonas* wird durch Chloroform in eine positive Stimmung verändert, derart, dass die Objecte, trotz unveränderter Lichtintensität und sonstiger Bedingungen, unter dem Einfluss des Chloroforms die Lichtquelle aufsuchen, welche sie ohne Chloroform fliehen. Mit anderen Worten, das Optimum der Lichtintensität für die Organismen wird durch das Chloroform erhöht. Diese Wirkung erfolgt in gleicher Weise bei *Chlamydomonas*, welche sich nicht anästhesiren lässt, wie bei dem leicht anästhesirbaren *Gonium*, — bei letzterem tritt sie natürlich nur bei solchen Concentrationen des Chloroforms hervor, welche noch keine völlige Anästhese bewirken. Zur völligen Umstimmung genügen schon recht schwache Lösungen: bei *Chlamydomonas* 5% Chloroformwasser (bei 2,5% war die Umstimmung unvollständig), bei *Gonium* schon 2,5% Chloroformwasser, was einem absoluten Chloroformgehalt von ca. 0,04% resp. 0,02% entspricht (in Wirklichkeit war der Chloroformgehalt, namentlich in den Versuchen mit *Gonium*, jedenfalls noch geringer). Doch auch die stärksten Lösungen, welche die Bewegung noch nicht ganz sistiren und keine völlige Anästhese hervorrufen, haben die gleiche umstimmende Wirkung. Die Stimmungsänderung erfolgt fast momentan, sie geht aber (wenigstens bei *Chlamydomonas*) in den schwächeren Chloroformlösungen allmählich wieder zurück, und zwar um so schneller, je verdünnter die Lösung.

Ob das Chloroform eine solche Wirkung auch auf die anderen phototactischen Organismen ausübt, konnte nicht festgestellt werden, da diese unter den Versuchsbedingungen ohnehin positiv gestimmt waren. — Bei den aërotactischen Organismen mit niedrigem Sauerstoffoptimum (*Amylobacter*, *Clostridium*, *Beggiatoa*, *Spirillum*-Arten) fand eine analoge Verschiebung des Optimums durch Chloroform nicht statt.

Die besprochene Aenderung der phototactischen Stimmung ist eine specifische Nebenwirkung des Chloroforms; Aether hatte unter keinen Umständen eine solche Wirkung. Merkwürdiger Weise hat Elfving für *Chlamydomonas* gerade das Umgekehrte angegeben.

Diese bemerkenswerthe Wirkung des Chloroforms steht nicht ohne Analogon da, denn es sind bereits mehrere Fälle von Aenderung der Lichtstimmung phototactischer Organismen durch äussere Factoren bekannt. So fand Strasburger (XIX, p. 55 ff.), dass bei *Haematococcus* und den Zoosporen diverser Algen die negative

Lichtstimmung bei geeigneter höherer Temperatur in positive, und umgekehrt bei geeigneter niederer Temperatur die bestehende positive Stimmung in negative Stimmung übergeht. Bei *Haematococcus* bewirkte auch mangelnde Durchlüftung (also Herabsetzung des Sauerstoffgehaltes) einen Umschlag der Stimmung aus negativ in positiv (l. c., p. 63 ff.)[1]. Loeb (X, p. 90—96) beobachtete bei phototactischen Thieren ebenfalls eine umstimmende Wirkung der Temperatur, wenn auch merkwürdiger Weise gerade in umgekehrtem Sinne wie Strasburger; auch Concentrationsänderungen des Seewassers beeinflussten die Lichtstimmung, und zwar wurde diese durch Erhöhung der Concentration gesteigert, durch Verdünnung erniedrigt (hier dürfte wohl nicht der Salzgehalt an sich, sondern der osmotische Druck der wirksame Factor sein). Ein ebensolcher Einfluss der Concentration auf die Lichtstimmung ergiebt sich, wenn auch nicht ganz so klar, auch aus Famintzin's älteren Untersuchungen an *Euglena* und *Chlamydomonas* (VII, p. 23/24).

Eine Beeinflussung der Lichtstimmung wurde ferner bei *Gonium* als Nachwirkung des Aethers und Chloroforms beobachtet. Nach Verflüchtigung der Narcotica trat hier eine starke negative Stimmung ein, auch wenn die normale Stimmung (ohne vorgängige Einwirkung der Narcotica) positiv war; war hingegen die normale Stimmung ohnehin negativ, so konnte constatirt werden, dass dieselbe durch vorgängige Einwirkung der Narcotica noch stärker negativ gemacht wurde. In jedem Fall fand also eine Herabdrückung des Optimums der Lichtintensität statt. Diese Wirkung wurde schon durch schwache Lösungen (2,5 % Aetherwasser und 2,5 % Chloroformwasser) hervorgerufen; sie trat sofort nach Verflüchtigung der Narcotica ein (gleichgültig, ob in denselben Anästhese geherrscht hatte oder nicht), begann aber bald wieder zurückzugehen.

Bei *Chlamydomonas* dürfte sich vermuthlich diese Nachwirkung der Narcotica auf die Lichtstimmung ebenfalls nachweisen lassen; bei *Pandorina* und *Euglena* wurde sie nicht beobachtet, und ebensowenig liessen die aërotactischen Organismen eine analoge Umstimmung erkennen.

---

1) Bei der Suche nach anderen analog wirkenden Factoren hat Strasburger auch das Chloroform geprüft, hat aber nur gefunden (p. 66), dass schon die „geringsten Spuren" von Chloroform sofort tödtlich wirken. Vermuthlich waren die angewandten Spuren doch noch zu gross.

Dass diese Wirkung mit der oben besprochenen Umstimmung in Chloroformlösungen in keinem Zusammenhang steht, ergiebt sich schon daraus, dass sie auch durch Aether in gleicher Weise ausgeübt wird; es wäre interessant zu erfahren, ob es nicht vielleicht eine allgemeine Wirkung der Narcotica ist. Anderweitige Thatsachen, die mit ihr zu vergleichen wären, sind mir nicht bekannt.

Odessa, im November 1902.

Literatur-Verzeichniss.

I. Claude Bernard, Leçons sur les phénomènes de la vie communs aux animaux et aux végétaux. 2. éd., 1885, tome I.

II. Clemens, F. W., Sur l'éthérisation des plantes douées de mouvements spontanés visibles (Bull. de la Société Vaudoise des sciences naturelles, t. II, p. 257—259, séance du 2/VI 1847).

III. Clemens, F. W., Sur l'éthérisation des plantes (daselbst, p. 289—295, séance du 9/II 1848).

IV. Correns, Ueber die Abhängigkeit der Reizerscheinungen höherer Pflanzen von der Gegenwart freien Sauerstoffes (Flora, Bd. 75, 1892).

V. Czapek, Weitere Beiträge zur Kenntniss der geotropischen Reizbewegungen (Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXXII, 1898).

VI. Elfving, Ueber die Einwirkung von Aether und Chloroform auf die Pflanzen (Öfversigt af Finska vetenskaps-societetens förhandlingar, XXVIII, 1886).

VII. Famintzin, Die Wirkung des Lichtes auf Algen (Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. VI, 1867).

VIII. Fischer, A., Ueber die Geisseln einiger Flagellaten (daselbst, Bd. XXVI, 1894).

IX. Josing, Der Einfluss der Aussenbedingungen auf die Abhängigkeit der Protoplasmaströmung vom Licht (daselbst, Bd. XXXVI, 1901).

X. Loeb, Ueber künstliche Umwandlung positiv heliotropischer Thiere in negativ heliotropische und umgekehrt (Pflüger's Archiv für die gesammte Physiologie, Bd. 54, 1893).

XI. Marcet, Note sur l'action du chloroforme sur la sensitive, *Mimosa pudica* (Archives des sciences physiques et naturelles, IX, Genève 1848, p. 204—207).

XII. Overton, Ueber die osmotischen Eigenschaften der lebenden Pflanzen- und Thierzelle (Vierteljahrsschrift der Naturforschenden Gesellschaft in Zürich, XL, 1895).

XIII. Overton, Ueber die allgemeinen osmotischen Eigenschaften der Zelle etc. (daselbst, XLIV, 1899).

XIV. Overton, Studien über die Narkose (Jena, 1901).

XV. Pfeffer, Ueber chemotactische Bewegungen von Bakterien, Flagellaten und Volvocineen (Unters. aus dem Botan. Institut in Tübingen, II, 1888).

XVI. Rothert, Ueber Heliotropismus (Cohn's Beiträge zur Biologie der Pflanzen, Bd. VII, Heft 1, 1894).

XVII. Rothert, Ueber das Schicksal der Cilien bei den Zoosporen der Phycomyceten (Berichte der Deutsch. botan. Gesellsch., 1894, p. 268 ff.).

XVIII. Rothert, Beobachtungen und Betrachtungen über tactische Reizerscheinungen (Flora, Bd. 88, 1901).

XIX. Strasburger, Wirkung des Lichtes und der Wärme auf Schwärmsporen (Jena, 1878).

XX. Bert, P., Recherches sur les mouvements de la sensitive. I. (Separatabdruck aus Mémoires de la Société des sciences physiques et naturelles de Bordeaux, 1867).

Ueber die mechanischen Eigenschaften des Roth- und Weissholzes der Fichte und anderer Nadelhölzer.

Von

P. Sonntag.

Ueber das Rothholz der Fichte haben wir in letzter Zeit ausgezeichnete Abhandlungen von R. Hartig[1]) erhalten, welche die Aufmerksamkeit auf diese früher wenig beachtete Erscheinung hinlenkten. Allerdings hat schon vor Hartig sich A. Mer[2]) mit diesem eigenthümlichen Holze beschäftigt, das besonders deutlich auf der Unterseite der Aeste unserer Nadelhölzer sich zeigt. Es ist den Holzarbeitern in Folge seiner grossen Härte und rothen Farbe wohl bekannt und wird von ihnen nagelhart genannt, da es dem Einschlagen eines Nagels grossen Widerstand entgegensetzt. Auch Konontschuk[3]) erörterte das Vorkommen des harten und röthlich gefärbten Holzes an den Stämmen der Kiefer und Fichte, besonders an den excentrisch gewachsenen und fand die Hartseitigkeit stets auf der Seite der breiteren Jahresringe. Die Aeste haben entsprechend ihrem sogenannten hyponastischen Bau das Rothholz auf der Unterseite. Konontschuk wies auch schon auf den Einfluss der Schwerkraft hin, der als maassgebend für die Rothholzbildung angesehen wird, während nach ihm bei den vertical wachsenden Stämmen ernährungsphysiologische Gründe gelten sollen. Ferner macht Konontschuk auch die beachtenswerthe Angabe, dass bei Wurzeln Hartseitigkeit nicht zu beobachten ist. Auf die Resultate der Untersuchungen anderer Forscher soll später näher eingegangen

---

1) „Das Rothholz der Fichte", Forstl. naturw. Zeitschr., V, 1896, und „Holzuntersuchungen, Altes und Neues", Berlin 1901.

2) De la formation du bois rouge dans le Sapin et l'Épicéa C. R., 1887, Paris T. CIV.

3) Ueber örtliche und einseitige Festigkeit des Holzes (Jahrb. d. Petersb. Forstinst., II, 1888).

werden. Auch von den Untersuchungen, welche sich nur mit dem excentrischen Wuchse der Stämme und Aeste beschäftigen, ohne die Verschiedenheiten der Holzelemente in ihren anatomischen und physikalischen Eigenschaften zu berücksichtigen, möchte ich hier zunächst absehen, sie werden an anderer Stelle noch gebührend hervorgehoben werden.

Die grösste Förderung unserer Kenntniss des Rothholzes verdanken wir entschieden, wie schon bemerkt, den Arbeiten Hartig's, die sowohl in anatomischer als auch physiologischer Beziehung viel Neues zu Tage förderten. Da wir uns mit den Ergebnissen der Hartig'schen Untersuchungen weiterhin wiederholt zu beschäftigen haben werden, so dürfte es angebracht sein, hier einige wichtige Resultate derselben übersichtlich zusammenzustellen.

Hartig gelang es zunächst, den wichtigen Unterschied im anatomischen Bau der Rothholz- und Weissholztracheïden nachzuweisen. Die Tracheïden des Rothholzes sind gänzlich verschieden von denen des Weissholzes[1]). Trotz der zahlreichen anatomischen Untersuchungen, welche sich mit dem Holze der Coniferen beschäftigten, war es bis dahin nicht genügend beachtet, dass zwei so durchaus verschiedene Arten von Tracheïden zu unterscheiden sind. Die Rothholztracheïden lassen eine primäre und eine secundäre Wand unterscheiden, von denen die erste sehr stark verholzt ist, die letztere dagegen in eine grosse Anzahl von Schraubenbändern zerlegt ist, d. h. eine sehr deutliche Spiralstreifung zeigt, in welcher in gewissen Abständen sehr deutliche Spalten auftreten. In Bezug auf Einzelheiten muss hier auf das Original verwiesen werden. Bisher war nur bekannt, dass einzelne Tracheïden die Streifung ganz besonders deutlich zeigen, jedoch wusste man nicht, nach welcher Regel diese im Stamme und den Aesten vertheilt sind, auch nicht, welche besondere Function sie zu erfüllen haben.

Die Weissholztracheïden[2]) lassen im Gegensatze hierzu drei Schichten unterscheiden, welche bei der Behandlung mit conc. Schwefelsäure etc. deutlich hervortreten. „Die Primärwandung zeigt keine Besonderheiten. Die Secundärwandung lässt keine Streifung erkennen oder doch nur in einzelnen Fällen eine

1) Es sei hier zunächst erlaubt, das Weissholz und Zugholz zu identificiren, ebenso Roth- und Druckholz, da keine erheblichen anatomischen Unterschiede vorhanden sind.

2) Zugholztracheïden Hartig's.

Streifung, die sich auf den Theil der Secundärwandung beschränkt, der unmittelbar an die Primärwandung angrenzt. Sie ist ferner nicht sehr stark verholzt. Das Auffallendste am Zugholz ist die kräftige [1]) Ausbildung einer Tertiärwandung, welche im Festigungsgewebe des Jahrringes stark gefaltet ist. Diese Einfaltungen verlaufen entweder fast ringförmig oder in mässig aufsteigender Spirale. Die Richtung der Spirale ist völlig unabhängig von der Richtung der Streifung, ja sie läuft meistens in entgegengesetztem Sinne, d. h. von rechts nach links aufsteigend. Bei weniger stark ausgeprägtem Zugholze, insbesondere im Leitungsgewebe, verlaufen schwache Faltungen rechtwinklig zur Längsachse in grosser Mannigfaltigkeit.

Die Faltungswand ist ausserordentlich stark verholzt. Behandelt man die Querschnitte mit Chromsäure und wäscht das Präparat nach einiger Zeit aus, so sind die Secundärwände ganz aufgelöst oder es zeigen sich nur hier und da noch Reste derselben. Dagegen hat sich die Tertiärwandung in ihrer scharf abgegrenzten Gestalt erhalten und liegt, insofern sie nicht beim Auswaschen des Präparats verloren gegangen ist, im Innern der Tracheïde völlig frei da" [2]). Auch das Verhalten zu Schwefelsäure und Jod zeigt, wie ich bestätigt fand, sehr starke Verholzung der Tertiärwandung, sehr geringe der den Hauptbestandtheil bildenden Secundärwand. Hartig schliesst aus den oben geschilderten Thatsachen, „dass die sehr stark verholzte tertiäre Wandung auch besondere physikalische Eigenschaften besitzen wird, welche bei der mechanischen Aufgabe des Zugholzes irgend eine bedeutungsvolle Rolle spielen". Welcher Art diese Rolle ist, wird jedoch auch weiterhin nicht specificirt. Auf die Untersuchungen Hartig's betreffend die physikalischen Eigenschaften des Roth- und Weissholzes, Einfluss der Schwerkraft, des Zuges und Druckes auf dessen Ausbildung zurückzukommen, ist im speciellen Theil der Untersuchung Gelegenheit geboten. Es ist Hartig's Verdienst, die morphologischen Thatsachen richtig erkannt und beschrieben zu haben, er hat auch versucht, die Ursachen für die Entstehung des Roth- und Weissholzes in dem Einfluss der Schwerkraft, des Zuges und Druckes, dem Stamm und Ast während ihrer Vegetation ausgesetzt sind, zu finden. Die Bedeutung der beiden verschiedenen

1) Immerhin im Vergleich zur Secundärwand geringe (Anm. d. Verf.).

2) l. c., p. 65/66.

Holzarten für die Mechanik des Astbaues, für die Construction desselben nach mechanischen Gesichtspunkten ist jedoch in seinen Untersuchungen nicht erörtert. Die Reizwirkung der Schwerkraft resp. des Druckes ruft nach ihm zwar eine gewisse Verschiedenheit der beiden Seiten des Astes und Stammes hervor, aber die Zweckmässigkeit dieser Verschiedenheiten ist nicht näher auseinandergesetzt. Es ist nicht einzusehen, warum gerade das Rothholz sich auf der unteren Seite der Aeste entwickeln muss, der Reiz allein hätte ebenso gut die Entwickelung von Weissholz dort veranlassen können. Uebrigens wirkt ja auch auf die Oberseite ein Reiz, allerdings von anderer Art.

Es ist nun der Zweck dieser Untersuchung, zu zeigen, inwiefern die Ansichten Hartig's zu modificiren sind und wie aus mechanischen Principien sich die Zweckmässigkeit des Aufbaues der Aeste in der bekannten Weise und damit die Erklärung der anatomischen Thatsachen geben lässt. Ferner soll gezeigt werden, wie sich eine ganze Anzahl der beobachteten physikalischen Eigenschaften des Rothholzes, wie Quellung, Festigkeit, Elasticität etc. zurückführen lassen auf den Bau und die Beschaffenheit der Elemente des Holzes, der Tracheïden. Dazu ist es aber nöthig, noch einmal auf den Bau der Tracheïden zurückzukommen.

Poren der Rothholz- und Weissholztracheïden.

Während der Bau der Tracheïden im allgemeinen schon von Hartig richtig angegeben ist, dürfte es für die Kenntniss der Micellarstructur und der davon abhängigen physikalischen Eigenschaften der Membran noch von Bedeutung sein, auf den Bau der Poren etwas genauer einzugehen. Bei Hartig findet man darüber nur eine Abbildung (l. c., p. 60, Fig. 19) der behöften Poren des Rothholzes, während die Poren des Weissholzes weder erwähnt noch gezeichnet werden.

Zunächst lässt sich ein auffallender Grössenunterschied zwischen den Poren derjenigen Rothholz- und Weissholztracheïden constatiren, welche, wie ihre starke Verdickung beweist, in erster Linie für Festigungszwecke in Betracht kommen. Messungen ergaben für je 20 Poren folgendes:

Weissholz (Ast).

		Minimum	Mittel	Maximum
Festigungs-Zellen	Spalt	1 Theilstr.	2 Theilstr.	2 1/2 Theilstr.
	Hof	1 1/2 "	3 "	4 1/2 "
Leitungs-Zellen	Spalt (Pore)	1 "	2 "	2 1/2 "
	Hof	5 "	6 "	7 "

Rothholz (Ast).

		Minimum	Mittel	Maximum
Festigungs-Zellen	Spalt	2 Theilstr.	5,5 Theilstr.	12 Theilstr.
	Hof	2 "	4 "	6 "
Leitungs-Zellen	Spalt	1 1/2 "	2 "	3 1/2 "
	Hof	5 "	6 "	7 "

Für die eigentlichen leitenden Zellen[1]), welche allerdings beim Rothholz der Aeste nur sehr spärlich auftreten, zeigen beide Holzarten vollkommene Uebereinstimmung. Die Hofgrösse variirt bei beiden zwischen 5 und 7 Theilstrichen[2]) und hat im Mittel 6 Theilstriche; die ungefähr kreisrunde Pore ist im Mittel ebenfalls bei beiden 2 Theilstriche gross und variirt wenig.

Erheblich anders gestalten sich diese Verhältnisse bei den Festigungszellen. Hier zeigt beim Rothholz die Pore die ausgesprochene Tendenz, innerhalb der secundären Wand beiderseits in einen langen tiefen Spalt auszulaufen, welcher den Hof durchschneidet, sodass hier die spaltenförmige Pore grösser als der Hof wird. Selbst in den letzten engen Zellen des Jahresringes finden sich Poren von 5 Theilstr. = 10 Mik. Länge, während im Weissholz nur solche von 1 Theilstr. = 2 Mik. auftreten. Auch die Breite dieser Spalten der Rothholztracheïden ist ganz erheblich, ich habe Poren von 1 Theilstr. = 2 Mik. klaffender Breite gemessen, während die kleinen Poren des Weissholzes stets sehr eng sind.

Was die Schiefe der Poren betrifft, so bilden die kleinen spaltförmigen Poren des Weissholzes in den mechanischen Zellen mit der Längsachse Winkel, die anscheinend 37° nicht übersteigen,

1) Die von Hartig (l. c., p. 60) abgebildete Zelle ist wohl schon als Festigungszelle anzusehen, die reinen Leitungszellen sind dünnwandiger und zeigen scharf begrenzte rundliche Poren.

2) 1 Theilstrich = 2 Mik.

im Durchschnitt von 20 Messungen[1]) 20,5° betrugen, häufig aber auch fast genau längs gerichtet sind[2]), während die gewöhnliche Schiefe der Streifung der Rothholztracheïden 40,5° beträgt, die sich kreuzenden Poren zweier an einander stossender Zellen stehen meist senkrecht aufeinander und bilden ein liegendes Kreuz von gleichen Seiten. Die Porenschiefe der Rothholzzellen variirt zwischen 22 und 55°, beträgt im Mittel 40,5 gegenüber 20,5° beim Weissholz. Hierdurch und durch die Grösse des Porenspaltes unterscheidet sich das Rothholz ganz wesentlich vom Weissholz.

Ueber die Anzahl der Poren lässt sich nicht leicht ein Bild gewinnen, so viel steht aber jedenfalls fest, dass sie im Rothholz besonders in der Nähe der Markstrahlen auf den Radialseiten die Zellen immer gewissermassen durchspicken und dass hier die Zellwand sich fast in einzelne Bänder auflöst.

Das Weissholz der excentrisch gewachsenen Stämme, welches durch die Einwirkung vorherrschender Winde verursacht wird, ist im allgemeinen analog gebaut wie das Weissholz der Aeste, das von Hartig Zugholz genannt wird. Die charakteristischen Eigenschaften des Weissholzes der Aeste sind auch hier zu finden, nur dass sie nicht so prägnant hervortreten. Fast genau parallel der Zelllänge verlaufende, kleine, spaltenförmige Poren, welche durchschnittlich etwas grösser sind als am Astholze, nämlich 6 Mik., sind stets zu beobachten. Dagegen ist die tertiäre Innenlamelle mit ihren ringförmigen Verdickungsfalten nur schwer erkennbar. Dass sie aber vorhanden ist, zeigt sich an einzelnen günstigen Schnitten immerhin deutlich und besonders auch bei der Quellung in conc. Schwefelsäure, wo auf dem Querschnittsbilde in der Mitte der gequollenen starken secundären Membran der Ring der Innenmembran deutlich hervortritt. Oft bemerkt man die sog. „Verschiebungen" Höhnel's[3]) an den Zellwänden der Festigungszellen, was die Vermuthung aufkommen lässt, dass die Verholzung keine sehr grosse ist, da bisher derartige Verschiebungen immer nur an schwach verholzten Zellen beobachtet wurden.

Das Rothholz des Stammes verhält sich zu dem der Aeste ganz entsprechend wie oben das Weissholz an beiden. Viele Zellen

---

1) Mittels Abbe'schen Zeichenapparats gezeichnet und mit dem Transporteur gemessen.

2) Besonders im Weissholz excentrischer Stämme.

3) Cf. S. Schwendener, Ueber die „Verschiebungen" der Bastfasern im Sinne Höhnel's. Ber. d. Deutsch. botan. Gesellsch., 1884, p. 239 etc.

zeigen die Rothholzzellen-Structur und Farbe, jedoch auch hier wieder nicht so typisch wie am Astholz, die Streifung der Zellen ist nicht so deutlich, zuweilen jedoch finden sich auch einzelne mechanische Zellen, besonders unter den letzten Zellen des Jahrringes von Weissholzstructur d. h. von weisser Farbe, kleinen Poren und mit typischen Verschiebungen. Das stimmt überein mit dem Befunde Hartig's, der bei Beschreibung der Quellungserscheinungen (l. c., p. 72) sagt, dass die Rothholzseite des Baumes ihren physikalischen Eigenschaften nach sich als Mischung von Rothholz und Weissholz charakterisirt. Nicht bloss den physikalischen Eigenschaften nach, sondern auch gemäss der Zusammensetzung aus Zellelementen ist das der Fall. Ueber die Länge der Tracheïden der beiden Holzarten hat Hartig durch Messungen festgestellt, dass sie beim Rothholz stets geringer ist als beim Weissholz. Uebrigens ist die grössere Länge der secundären Holzelemente der oberen Astseite auch bei Laubhölzern beobachtet worden[1]) und ist die grössere Zugfestigkeit der Oberseite, die weiter unten näher untersucht werden soll, jedenfalls zum Theil auch diesem Umstande zuzuschreiben. Nach Hartig's Ansicht erklärt sich die Kürze der Rothholztracheïden aus der häufigeren Quertheilung der Cambiuminitialen des Rothholzes; je häufiger sich die Initialen durch Quertheilung vermehren, um so kürzere Zeit ist jeder neuen Zelle für die Streckung gegeben, bevor eine erneute Quertheilung eintritt. Ohne mich dieser Erklärung anzuschliessen, welche von der Voraussetzung ausgeht, dass alle Zellen zur Erreichung einer bestimmten Länge gleiche Zeit nöthig haben, scheint mir doch die Thatsache selbst von Wichtigkeit. Für Weissholz (Zugholz) wurden im 7. Jahresringe folgende Tracheïdenlängen von H. gefunden:

	Minimum	Medium	Maximum
	1,18 mm	2,09 mm	2,96 mm
Für Rothholz dagegen:			
	0,89 mm	1,27 mm	1,85 mm

Ich möchte hier über die Bezeichnungen „Rothholz“ und „Weissholz“ noch folgendes bemerken. Da ich, wie aus dem Vorhergehenden sich ergiebt, zwischen dem Zugholze, mit welcher Benennung Hartig das weisse Holz der Astoberseite belegt, und dem Weissholze des Stammes keinen durchgreifenden, sondern nur

---

1) Cf. J. Baranetzki, Ueber die Ursachen, welche die Richtung der Aeste der Baum- und Straucharten bedingen (Flora, Erg.-Bd. 1901).

graduelle Unterschiede finden kann, so scheint es mir gerathener, beide unter dem Begriff des Weissholzes zu vereinigen, welcher einmal den Vorzug hat, dem Begriffe des Rothholzes zu entsprechen und andererseits nichts über die Entstehungsweise anticipirt, welche ja allerdings wenigstens zum Theil mit Zugwirkungen in Zusammenhang steht, was aber bei Ast und Stamm in gleicher Weise der Fall ist. Der Begriff des Rothholzes wird ja auch von Hartig sowohl beim Stamm als auch beim Ast angewandt. Hartig selbst scheint auch keinen besonderen Unterschied zwischen Zug- und Weissholz zu machen, da er (l. c., p. 70) in der Tabelle über das Schwinden und Quellen Zugholz und Weissholz analogisirt und ähnlich auch p. 72 verfährt.

Verholzungsgrad des Roth- und Weissholzes.

Wenn man von der Ansicht ausgeht, dass die Zellwand ihre so hervorragenden Festigkeitseigenschaften der Substanz der Cellulose verdankt, so wird, abgesehen zunächst von der Micellarstructur, die Festigkeit einer Zellwand um so grösser sein, je mehr reine Cellulose (Dextroso-Cellulose) darin enthalten ist. Es hat sich in der That aus den bisherigen Untersuchungen[1]) ergeben, dass — vorausgesetzt immer gleiche Anordnung der Micelle, die an der Porenrichtung kenntlich wird — die Festigkeit einer Zellwand abnimmt in demselben Maasse, wie der Gehalt an incrustirenden Substanzen zunimmt. Woraus diese incrustirenden Substanzen bestehen, ob sie Holzgummi, aromatische Substanzen, das neu entdeckte Hadromal etc. enthalten, soll und kann hier nicht weiter erörtert werden, ebenso mag es ausser Betracht bleiben, ob vielleicht eine chemische Veränderung des Cellulosemoleküls bei der Verholzung zu Stande kommt.

Zur Beurtheilung des Gehalts an imprägnirenden[2]) Stoffen haben wir zunächst die altbekannten mikrochemischen Farbenreactionen, die uns wenigstens einige, wenn auch in quantitativer Hinsicht sehr unsichere Anhaltspunkte liefern[3]). Hartig hat diesen Punkt ebenfalls einer Untersuchung unterzogen und gefunden,

1) Vergl. P. Sonntag, Die Beziehungen zwischen Verholzung, Festigkeit etc. Landw. Jahrb. 1892, p. 839 u. f.

2) Vergl. Pfeffer, Pflanzenphysiologie, 2. A., Bd. I, p. 483.

3) Vergl. P. Sonntag, Verholzung und mechan. Eigensch. Ber. d. Deutsch. botan. Gesellsch., 1901, p. 139.

dass bei den Rothholztracheïden die primäre Wandung stark verholzt ist (l. c., p. 60). Durch Kochen in Schulze'scher Mischung verschwindet nach ihm die Primärwandung und von der Secundärwandung (Innenlamelle der Membran) bleibt nur die Cellulose zurück, wobei sich die Spaltenräume nach Auflösung der verholzenden Substanzen bedeutend erweitern, sodass sie oft ebenso breit sind, als die zwischen ihnen verbliebenen Cellulosebänder (cf. p. 62).

Wenn nun auch durch das Kochen mit Schulze'scher Mischung sicher ein Theil der Cellulose selbst gelöst worden ist, da es ja bekannt ist, dass heisse Lösung die Cellulose angreift, so kann man immerhin aus diesen Angaben entnehmen, dass sowohl die äussere als auch die innere Lamelle, welche die Rothholztracheïden erkennen lassen, stark verholzt sind und zwar die äussere noch stärker als die innere. Auch Cieslar[1]) giebt an, dass der Ligningehalt im Rothholz deutlich höher ist als im gewöhnlichen Holz. Nach demselben Autor ist auch das Rothholz wasserärmer als das Weissholz.

Diesen Befund, die Verholzung betreffend, kann ich ebenfalls bestätigen. Die von mir in meiner Arbeit über Verholzung und mechanische Eigenschaften der Zellmembran[2]) angegebenen Einzelheiten über die Breite der Mittellamelle resp. Mittellamelle und angrenzenden Verdickungsschichten, die sich mit Hilfe der Phloroglucin-Salzsäure-Reaction als stark verholzt erweisen, sind an Rothholzquerschnitten in hervorragend deutlicher Weise zu beobachten. Wenn man übrigens die Intercellularsubstanz als besondere Lamelle ansehen wollte, könnte man beim Rothholz ebenfalls drei Schichten unterscheiden, welche den drei Lamellen des Weissholzes entsprechen. Bei Behandlung mit Jod und conc. Schwefelsäure färbt sich die breite Primärwand dunkelbraun, wovon sich die hellere Secundärwand (Hartig's) deutlich abhebt. Die grössere Abrundung der Rothholztracheïden ist auf den Querschnitten sehr auffallend, ebenso die grössere Zahl von Intercellularspalten.

Anders verhalten sich die Weissholzzellen gegen die mikrochemischen Reagentien auf Verholzung. Sie unterscheiden sich

---

1) Cieslar, Das Rothholz der Fichte. Centralbl. f. d. ges. Forstwesen, XII, 1896, p. 149.

2) Ber. d. Deutsch. botan. Gesellsch., 1901, p. 147 u. Abb. 2 ibid. Die dort mitgetheilten Beobachtungen müssen auf Rothholz beschränkt werden und gelten nicht allgemein für Fichtenholz, wie ich mich überzeugt habe.

vom Rothholz zunächst schon durch das bedeutend stärkere Aufquellen der secundären Lamelle in Schwefelsäure. Die innerste tertiäre Lamelle und die Intercellularsubstanz quellen mit brauner Farbe, die starke Secundärwand gelblich. Oft löst sich in Folge der verschiedenen Quellungscoefficienten die verholzte Innenlamelle von der Secundärwand ab und liegt dann als enger Ring in der durch stärkere Quellung erweiterten secundären Lamelle, da die verholzten Membranen eine geringere Quellungsfähigkeit besitzen als unverholzte. Die feine Streifung ist in beiden Lamellen die gleiche. Die Mittellamelle, Intercellularsubstanz, ist hier linienförmig dünn, die Färbung der die Hauptmasse der Zellwand ausmachenden secundären Lamelle mit Phloroglucin und Salzsäure bedeutend heller als beim Rothholz, nämlich hellroth (rosa), beim Rothholz dunkelkirschroth. Auch die Leitholztracheïden quellen in conc. Schwefelsäure beim Weissholz bald stark auf, während sie sich beim Rothholz nur bräunen. Die starke, bis zur Verwandlung in Gallerte gehende Quellung unterscheidet am deutlichsten die Weissholzzellen von denen des Rothholzes, deren Quellungsfähigkeit in radialer Richtung bedeutend geringer ist. Auf die Quellungsfähigkeit nach andern Richtungen sowie auf die Volumenquellung in Wasser soll später näher eingegangen werden.

Bessere Anhaltspunkte zur Beurtheilung des Verholzungsgrades als die Mikrochemie sie liefert, erhält man durch die makrochemische Untersuchung, deren Ziel darauf gerichtet ist, den Gehalt an reiner Cellulose festzustellen, wodurch natürlich auch mittelbar die incrustirenden Substanzen erhalten werden. Dieses Verfahren besteht in Kürze in folgendem [1]). Weiss- und Rothholz von Aesten wurde auf einem kleinen Reibbleche oder besser noch mit Hilfe einer Feile zu einem feinen Pulver verarbeitet, letzteres dann mit Aether und Alkohol ca. 2 Stunden digerirt, bei 105° getrocknet, gewogen und mit der von Hoffmeister [2]) angegebenen Lösung von $KClO_3$ und HCl ($s = 1{,}05$) 12—14 Tage lang bei einer Temperatur, welche 15° C. nicht übersteigt, in verstöpselten Flaschen macerirt. Alsdann wurde filtrirt, ausgewaschen, mit Ammoniak

1) Vergl. auch P. Sonntag, Bezieh. zwisch. Verholzg., Festigk. etc. Landw. Jahrb. 1892, p. 866.

2) Landw. Jahrb. 1888, p. 241 und 1889, p. 767, eine Modification des alten Schulze'schen Verfahrens, welches nach der Erfahrung der Chemiker unter allen vorhandenen Methoden der Cellulose- und Ligninbestimmung die richtigsten Annäherungen liefert (vergl. Zeisel in Wiesner's Rohstoffe, II. Aufl., Bd. II, p. 47).

(1 : 50) ³/₄ Stunden bei 60° C. digerirt, wieder durch ein gewogenes Filter filtrirt, mit Wasser, Alkohol und Aether ausgewaschen, der Rückstand getrocknet und gewogen. Hierdurch wird die Cellulose annähernd bestimmt, absolute Genauigkeit ist allerdings auch auf diesem Wege nicht zu erreichen; schon wegen der Ungleichmässigkeit der verschiedenen Elemente, welche das Holz bilden, erhält man keine für die Tracheïden allein geltenden Resultate, das Holzparenchym und die Markstrahlen müssen ja stets mitgenommen werden. Andererseits ist eine solche aber auch gar nicht erforderlich für unsere Zwecke. Ist so der Cellulosegehalt bekannt, so erhält man durch Subtraction die incrustirenden Substanzen[1]). Es ist hierbei darauf zu achten, dass die vollständige Entfernung der Ligninsubstanzen genau festgestellt wird. Man erhält sonst bei ungenügender Einwirkung des Chlorgemisches gelb oder gar braun gefärbte Rückstände, welche nicht als reine Cellulose angesehen werden dürfen, da sie noch mit Phloroglucin und Salzsäure rosa gefärbt werden oder wenn dies nicht mehr der Fall, sich doch noch mit Jod und Schwefelsäure bräunen. Letztere Reaction dürfte sich am besten zur Controlle eignen, die man an einem kleinen Partikel der Analysensubstanz leicht ausführen kann.

Auf diese Weise ergab sich für Weissholz 48,8/48,9%, für Rothholz 67,7/62,14% Substanzen, welche durch Chlorgemisch entfernt werden. Hierdurch wird die Ansicht, welche auf Grund mikrochemischer Untersuchungen über die Verholzung gewonnen ist, durchaus bestätigt. Das Rothholz enthält ungefähr 20% mehr incrustirende Substanzen als das Weissholz.

Festigkeit.

a) Zugfestigkeit.

Während über die Elasticität des Roth- und Weissholzes auf Hartig's Veranlassung im mechanisch-technischen Laboratorium des Münchener Polytechnikum Versuche ausgeführt wurden, sind leider Festigkeitsbestimmungen nicht ausgeführt worden, trotzdem dieselben gerade die mechanischen Eigenschaften der beiden Holzarten deutlicher charakterisiren. Ich habe daher die hierauf be-

1) Welcher Art diese incr. Substanzen sind, bleibt dabei allerdings unbestimmt, bekannt ist aber, dass die Coniferenhölzer weniger von dem Thomsen'schen Holzgummi (Xylan) enthalten als Laubhölzer; cf. Tollens, Handb. d. Kohlehydrate.

züglichen Versuche selbst ausgeführt. Was die Methode der Untersuchung betrifft, so ist es die von **Schwendener**, **Weinzierl**, **Ambronn** u. a. angewandte Art der Untersuchung, welche in den Arbeiten dieser Forscher näher beschrieben worden ist[1]). Die Resultate waren folgende.

Picea excelsa (Stamm).

A) **Weissholz**, von der schmalen Seite eines excentrischen Stammes, Tracheïden genau parallel der Längsachse gestreift im Gegensatz zu dem Rothholz der breiten Seite. Es sind zwei Reihen von Untersuchungen, nämlich für Frühjahrsholz und Herbstholz durchgeführt, da das Herbstholz der Coniferen meist doppelt so fest ist als das Frühjahrsholz.

1. Frühholz (Leitungszellen); Bruchbelastung 1,07 kg, Gesammtquerschnitt[1]) $Q_a = 0{,}1197$ qmm, Verhältniss des lumenfreien Querschnitts zum Gesammtquerschnitt im Umriss 0,36, Querschnitt nach Abrechnung der Lumina (lumenfrei) $0{,}1197 \cdot 0{,}36 = 0{,}043$ qmm $= Q_o$. Festigkeit bezogen auf den Gesammtquerschnitt $F_a = 8{,}9$ kg, Festigkeit bezogen auf lumenfreien Querschnitt $F_o = 24{,}9$.

2. Frühholz; Bruchbelastung 3,005 kg, $Q_a = 0{,}204$ qmm, Verhältnisszahl 0,5 (geschätzt), $Q_o = 0{,}102$, $F_a = 14{,}7$ kg, $F_o = 29{,}4$ kg.

3. Herbstholz; Bruchbelastung 3,145 kg, $Q_a = 0{,}169$ qmm, Verhältnisszahl 0,58, $Q_o = 0{,}098$ qmm, $F_a = 18{,}6$ kg, $F_o = 32{,}1$ kg.

4. Herbstholz; Bruchbelastung 1,535 kg, $Q_a = 0{,}0536$ qmm, Verhältnisszahl 0,58, $Q_o = 0{,}031$ qmm, $F_a = 28{,}4$ kg, $F_o = 49{,}5$ kg.

5. Herbstholz; Bruchbelastung 4,305 kg, $Q_a = 0{,}1806$ qmm, Verhältnisszahl 0,58, $Q_o = 0{,}1047$ qmm, $F_a = 23{,}8$ kg, $F_o = 41{,}0$ kg.

B) **Rothholz** von der breiten Seite eines excentrisch gewachsenen Stammes.

1. Frühholz (weitlumige Leitungstracheïden); Bruchbelastung 2,135 kg, $Q_a = 0{,}2982$ qmm, Verhältnisszahl 0,36, $Q_o = 0{,}107$ qmm, $F_a = 7{,}2$ kg, $F_o = 19{,}96$ kg.

2. Frühholz, weitlumig; Bruchbelastung 4,505 kg, $Q_a = 0{,}784$ qmm, Verhältnisszahl 0,36, $Q_o = 0{,}282$ qmm, $F_a = 5{,}7$ kg, $F_o = 15{,}9$ kg.



1) Ueber diese Methoden und über die Querschnittsbestimmung vergl. Landw. Jahrb. 1892 und Ber. d. Deutsch. botan. Gesellsch. 1901. — Die letzten Decimalstellen machen nicht auf Genauigkeit Anspruch, sondern ergaben sich durch die nothwendigen Umrechnungen.

3. Herbstholz, sehr englumig; Bruchbelastung 4,955 kg, Q_a = 0,357 qmm, Verhältnisszahl 0,6 (geschätzt), Q_o = 0,214 qmm, F_a = 13,9 kg, F_o = 23,1 kg.

4. Herbstholz, sehr englumig, mit kleinen Hofporen aber vielen Intercellularen; Bruchbelastung 5 kg, Q_a = 0,257 qmm, Verhältnisszahl 0,73, Q_o = 0,188, F_a = 19,5 kg, F_o = 26,7 kg.

5. Herbstholz, wie oben; Bruchbelastung 3,5 kg, Q_a = 0,244 qmm, Q_o = 0,178 qmm, F_a = 14,3 kg, F_o = 19,7 kg.

Picea excelsa (Ast).

A) Weissholz (Zugholz) von einem Aste aus der Krone einer hohen, im dichten Bestande gewachsenen Fichte, welcher über 30 ausserordentlich schmale Jahrringe zeigte. Da die Streifen der weitlumigen Leitungstracheïden hier sehr schmal sind und dazu die Jahrringe selbst von sehr geringer Breite, so lassen sich Stäbchen aus reinen Früjahrszellen nicht herstellen. Es konnte daher hier der Unterschied zwischen Früh- und Herbstholz, wie beim Stammholze, nicht gemacht werden.

Der Querschnitt des geprüften Stäbchens zeigte an der Bruchstelle drei Jahrringe mit sehr schmalen Zonen von weitlumigen Leitungszellen, so dass über $^3/_4$ Festigungszellen vorhanden waren. Die Verhältnisszahl wurde auf 0,55 taxirt.

Bruchbelastung 2,745 kg, Q_a = 0,146 qmm, Verhältnisszahl 0,55, Q_o = 0,0803 qmm, F_a = 18,8 kg, F_o = 34,3 kg.

2. 4 Streifen Leitungszellen, 3 Streifen Festigungszellen, im ganzen ca. $^2/_3$ englumige und $^1/_3$ weitlumige Zellen. Die Verhältnisszahl des Gesammtquerschnitts und des lumenfreien Querschnitts auf 0,5 geschätzt.

Bruchbelastung 2,195 kg, Q_a = 0,148 qmm, Verhältnisszahl 0,5, Q_o = 0,074 qmm, F_a = 14,9 kg, F_o = 29,8 kg.

B) Rothholz, fast alles Festigkeitszellen, nur sehr schmale Ringe von Leitungszellen dazwischen.

1. Bruchbelastung 1,855 kg, Q_a = 0,3675 qmm, Verhältnisszahl zu 0,63 bestimmt, Q_o = 0,232 qmm, F_a = 5,04 kg, F_o = 7,9 kg.

2. Bruchbelastung 1,925 kg, Q_a = 0,288 qmm, Verhältnisszahl 0,63, Q_o = 0,181 qmm, F_a = 6,68 kg, F_o = 10,6 kg.

Uebersicht.

Allgemeine Zugfestigkeit des Holzes.

Stamm. Weissholz.	Stamm. Rothholz.	Ast. Weissholz.	Ast. Rothholz.
Früh.			
F_a = 8,9 kg	F_a = 7,2 kg	F_a = 18,8 kg	F_a = 5,04 kg
F_a = 14,7 „	F_a = 5,7 „	F_a = 14,9 „	F_a = 6,68 „
Herbst.			
F_a = 18,6 kg	F_a = 13,9 kg		
F_a = 28,4 „	F_a = 19,5 „		
F_a = 23,8 „	F_a = 14,3 „		

Zugfestigkeit der reinen Zellwand (ohne Lumina).

Früh.			
F_o = 24,9 kg	F_o = 19,96 kg	F_o = 34,3 kg	F_o = 7,9 kg
F_o = 29,4 „	F_o = 15,9 „	F_o = 29,8 „	F_o = 10,6 „
Herbst.			
F_o = 32,1 kg	F_o = 23,1 kg		
F_o = 49,5 „	F_o = 26,7 „		
F_o = 41,0 „	F_o = 19,7 „		

Das verschiedenartige Verhalten des Weiss- und Rothholzes tritt hiernach in Bezug auf die Zugfestigkeit besonders deutlich hervor und zwar sowohl beim Stamm- als auch beim Astholze in gleicher Weise. Die Zellwand des Weissholzes übertrifft die des Rothholzes an Zugfestigkeit fast um das Doppelte. So haben wir die Zahlen 27,15 (24,9/29,4) für weitlumiges Frühjahrsweissholz, 17,93 (19,96/15,9) für weitlumiges Frühjahrsrothholz, beides vom Stamm; ferner 40,9 (Mittel) für englumiges Herbstweissholz, dagegen 23,2 (Mittel) für englumiges Herbstrothholz, ebenfalls vom Stamm. Astholz zeigt das gleiche Verhalten, nämlich 32,05 für Weissholz, 11,72 für Rothholz, wobei wegen der ausserordentlichen Engringigkeit Früh- und Herbstholz nicht getrennt untersucht werden konnten. Die geringe Zugfestigkeit des Frühjahrsholzes erklärt sich zur Genüge aus dem völlig anderen Bau der Zellwände; besonders in Folge der grossen behöften Poren tritt, wie ich bereits

früher[1]) nachgewiesen habe, eine bedeutende Schwächung ein, nicht bloss der Zugfestigkeit, sondern auch der Druckfestigkeit. Ich fand für reines Frühjahrsholz 2 bis 2,5 kg Tragfähigkeit bei Druckbelastung, dagegen für Herbstholz bis 6 kg bei gewöhnlichem Stammholze, wo man nicht Roth- und Weissholz unterscheiden konnte.

Wir kommen also nach alledem zu dem Ergebniss, dass das Weissholz in Bezug auf Zugfestigkeit das Rothholz bedeutend übertrifft. Man wird nicht sehr fehlgehen, wenn man die Festigkeit der Weissholz-Zellwand doppelt so hoch ansetzt als die des Rothholzes. Dabei muss aber darauf aufmerksam gemacht werden, dass man bei Versuchen nur ihrem anatomischen Bau nach vergleichbare Probestücke in Betracht ziehen darf, also Holz aus weitlumigen und grossporigen Leitungszellen nur mit solchem aus Zellen gleicher Art vergleicht, ebenso englumigen mechanischen Herbstzellen nur Zellen von derselben Construction gegenüberstellt. Aber selbst bei Versuchen, welche den Querschnitt nur dem Umrisse nach zu Grunde legen (F_a), nicht die Zellwand selbst (F_o), ist noch der Unterschied der beiden Holzarten ganz deutlich. Da dies bei technischen Untersuchungen durchweg geschieht, so sind diese Zahlen in dem ersten Theil der Tabelle p. 84 zusammengestellt.

Aus diesen letzteren Zahlen ergiebt sich, dass die grössere Zugfestigkeit nicht etwa nur als Eigenschaft der Zellwände allein hervortritt, sondern dass sie auch dem Holze selbst im ganzen genommen zukommt. Das Weissholz zeigt also neben der grösseren Leitungsfähigkeit für Wasser, welche sich in dem Vorhandensein einer grösseren Anzahl weitlumiger Tracheïden ausdrückt, eine grössere mechanische Brauchbarkeit für Inanspruchnahme durch Zugkräfte als das Rothholz.

b) Druckfestigkeit.

In Ermangelung anderer Apparate wurden kleine Stifte von quadratischem Querschnitt, welche möglichst genau in der Grösse eines qmm aus lufttrockenem Holze geschnitten waren, mit Hilfe einer Waage, deren Schale von oben herabgelassen wurde, belastet, während der untere, etwas stärkere Theil der Stifte im Schraubstock zwischen Kork eingespannt war. Wenn auch die Gefahr des „Zerknickens“, wie in der Technik die Inanspruchnahme durch

---

1) Ber. d. Deutsch. botan. Gesellsch. 1901, Bd. XIX, p. 148.

seitliche Ausbiegung genannt wird, nicht vollständig beseitigt werden konnte, so war doch bei der Kürze des herausragenden Theiles der Stifte von 1 bis 2 mm dieselbe auf ein Minimum beschränkt.

Die Resultate zweier Versuchsreihen waren folgende:

Rothholz.		Weissholz.	
F = 9 kg	Bruchbelastung	F = 5 kg	Bruchbelastung
F = 9,5 „	„	F = 6 „	„
F = 6 „	„	F = 5 „	„
F = 6 „	„	F = 4,4 „	„
F = 6 „	„	F = 6 „	„
F = 8 „	„	F = 6 „	„
F = 7 „	„	F = 5 „	„
F = 7 „	„	F = 4,5 „	„
F = 5 „	„	F = 3,5 „	„
F = 7 „	„	F = 3,5 „	„
70,5 : 10 = 7,05	im Mittel	48,9 : 10 = 4,89	im Mittel

Zeigt so das Rothholz als solches eine grössere Druckfestigkeit als das Weissholz, so darf doch nicht aus diesen Zahlen ohne weiteres auch auf grössere Druckfestigkeit der Zellwand selbst beim Rothholz geschlossen werden, da bei obigen Ergebnissen nur der allgemeine Querschnitt mit Einrechnung der Zelllumina zu Grunde gelegt ist. Eine Betrachtung unter dem Mikroskop lehrt aber, dass das Rothholz weit mehr dickwandige Elemente enthält als das Weissholz. Bei ersterem sind nur ganz schmale Zonen von weitlumigen Leitungszellen mit grossen Poren vorhanden. Anders ist das beim Weissholz. Während man beim Rothholz meist drei Viertel dickwandiger Elemente auf dem Querschnitte abschätzen kann (bei einem typischen Rothholz-Querschnitte fand ich durch Messung auf einer radialen Strecke von sieben Maasseinheiten fünf von dickwandigen Herbstzellen eingenommen), dürfte beim Weissholz der entsprechende Antheil ein Drittel in der Regel nicht übersteigen. Ich constatirte bei einem typischen Weissholz-Querschnitte auf drei Theilstriche in radialer Richtung ein Theilstrich Herbstzellen. Unter Berücksichtigung dieser Verhältnisse würde sich auf lumenfreien Querschnitt oder reine Zellwand umgerechnet die Druckfestigkeit für Roth- und Weissholz ziemlich gleich hochstellen. Legt man nämlich das für einen bestimmten Fall ermittelte Lumenverhältniss von 0,63 für Rothholz und 0,48 für Weissholz zu Grunde,

so sind die für den Querschnitt mit Einrechnung der Lumina geltenden Zahlen durch diese Coefficienten zu dividiren, also für Rothholz 7,05 : 0,63 = 11,2, für Weissholz 4,89 : 0,48 = 10,2 kg[1]).

Elasticität und Dehnbarkeit.

Die Untersuchung war nicht darauf gerichtet, den Elasticitätsmodul zu bestimmen, was ja auch schon von Hartig unternommen worden ist; es wurde vielmehr nur festzustellen versucht, ob die grösste Dehnung für Weiss- und Rothholz verschieden ist und ob sich die eine oder andere dieser Holzarten etwa als ductil erweist. Dass eine solche Ductilität, d. h. eine Dehnbarkeit über die Elasticitätsgrenze hinaus mit dauernder Verlängerung bei manchen stark verholzten Fasern wie bei der Cocosnussfaser thatsächlich vorkommt, ist von mir durch frühere Untersuchungen gezeigt worden, auch in den Untersuchungen der Hölzer, welche von technischer Seite unternommen wurden, ist z. B. für Biegung ein Ueberschreiten der Elasticitätsgrenze ohne Bruch constatirt worden[2]). Bei den meisten aus mechanischen Zellen bestehenden Baststrängen fällt ja, wie Schwendener gezeigt hat, Tragmodul und Festigkeitsmodul zusammen. Sie zerreissen augenblicklich, wenn die Elasticitätsgrenze überschritten ist, zeigen also nie eine dauernde Verlängerung. Da über das Verhalten des Roth- und Weissholzes in dieser Hinsicht auch aus den Untersuchungen Hartig's nichts hervorgeht, so schien es von Interesse, hierüber Näheres festzustellen.

Hartig selbst hat zunächst den Elasticitätsmodul für Roth- und Weissholz durch das mechanisch-technische Laboratorium am Münchener Polytechnikum bestimmen lassen. Das Resultat war für Beugungselasticität 58900 resp. 56800 kg/cm² bei einem Rothholzstabe, dagegen 108000 resp. 107000 kg/cm² bei einem Weissholzstabe. „Aus vorstehenden Versuchen ergiebt sich also“, sagt Hartig, „dass Rothholz im frischen Zustande mit nahezu der

1) Ganz allgemein ergiebt sich aus den obigen Versuchen, dass die Druckfestigkeit des Astholzes höher als die des Stammholzes ist, welche z. B. für die Fichte Südtirols, je nach der Form der Probestücke zwischen 2,96 und 4,67 variirt (bei 15 % Feuchtigkeit). Vergl. Hadek und Janka, Mittheil. a. d. forstl. Versuchswesen Oesterr. Wien 1900. Daselbst wurde auch festgestellt, dass die Druckfestigkeit mit der Enge der Jahresringe im allgemeinen zunimmt.

2) Cf. Hadek und Janka, Fichte Südtirols in Mittheil. aus d. forstl. Versuchswesen Oester. Wien 1900.

halben Kraft, die man beim Zugholze (Weissholze) anwenden muss, bis zu einem gewissen Grade sich biegen lässt, was wohl zweifellos der Zusammensetzung der dicken Zellwände aus Schraubenbändern zuzuschreiben ist. Das unter Zug entstandene Holz der Astoberseite biegt sich weitaus schwerer." Für den Modulus gegen Zug ergaben sich 63900 und 116000 kg/cm^2, gegen Druck 68650 und 121800 kg/cm^2 für Roth- resp. Weissholz. Rothholz besitzt hiernach einen ungefähr halb so grossen Modulus wie Weissholz. Dasselbe Verhältniss ist auch, wie oben gezeigt wurde, für die Zugfestigkeit beider Holzarten in Giltigkeit.

Ob sich die beiden Holzarten in Bezug auf Ductilität (Geschmeidigkeit) verschieden verhalten, ist von Hartig nicht untersucht worden. Die diesbezüglichen Versuche wurden von mir mit einem sehr einfachen Apparat angestellt, der aus einem aus drei starken Holzleisten mit zwei Querleisten hergestellten Rahmen bestand. An dem einen schmalen Ende des rechteckigen Rahmens war eine Rolle angebracht. Die sehr dünnen gleichmässigen Holzstäbchen, welche einer Prüfung unterzogen werden sollten, wurden in zwei starke Klemmschrauben eingespannt. Eine derselben wurde an einem starken Eisenstift am Ende des Rahmens befestigt, während von der andern eine Schnur über die Rolle gelegt war, welche zum Anhängen der Gewichte diente. Auf der mittleren Leiste war ein fester Maassstab in Millimetern angebracht. Eine allzugrosse Genauigkeit ist natürlich mit einem solchen Apparate nicht zu erzielen, immerhin reichte er vollkommen aus, dauernde Verlängerungen bis $^1/_4$ mm wahrzunehmen und zu messen. Es sei im voraus bemerkt, dass sich kein nennenswerther Unterschied in dem Verhalten der beiden Holzarten zeigte.

Picea-Rothholz.

Von einem ca. 14 Tage im Zimmer getrockneten Aste, dessen Rinde entfernt war, wurde ein langes, dünnes Stäbchen reinen Rothholzes hergestellt und eingespannt. Dasselbe reichte von 1,4 bis 11,5 cm, besass also eine Länge von 10,1 cm (Tab. siehe folg. Seite).

Beim Schneiden von dünnen Stäbchen, die man zur Prüfung benutzen will, tritt sofort der Unterschied der beiden Holzarten auf das deutlichste hervor. Die leichte Spaltbarkeit in der Faser-

1.

Länge	Belast.	cm	Nach Abnahme der Gewichte cm	Bleib. Verläng. cm	Bemerkungen
1,4—11,5 cm	0,5 kg	11,50	—	—	—
	1,5 „	11,575	11,50	0,00	—
Max.-Dehnung = ca. 2,0 %	4,5 „	11,675	11,55	0,05	—
	5,0 „	11,70	11,575	0,075	Bei nochmalig. Belastung gerissen.

2. Dickeres (ca. 1 qmm) Stäbchen von einem starken Ast, welcher mehrere Monate getrocknet.

1,4—18,55 cm	0,5 kg	18,55	—	—	—
	1,5 „	18,575	18,55	0,00	—
	2,5 „	18,60	18,575	0,025	—
	3,5 „	18,625	18,575	0,025	—
	4,5 „	18,65	18,60	0,05	—
Max.-Dehnung = 1,4 %	5,5 „	18,675	18,60	0,05	—
	6,5 „	18,70	18,60	0,05	—
	7,5 „	18,725	18,60	0,05	—
	8,5 „	18,775	18,625	0.075	—
	9,5 „	18,80	18,625	0,075	—
	10,5 „	—	—	—	gerissen!

richtung bis zu feinsten faserigen Strängen, welche beim Rothholz mit dem Messer kaum zu erlangen sind, ist beim Weissholz sehr auffallend.

Picea-Weissholz.

1. Ast.

Länge	Belast.	cm	Nach Abnahme des Uebergew. cm	Bleib. Verläng. cm	Bemerkungen
1,4—17,325 cm	0,5 kg	—	—	—	—
	1,5 „	17,375	17,325	—	—
	2,5 „	17,400	17,350	0,025	—
	3,5 „	17,425	17,350	0,025	—
	4,5 „	17,475	17,350	0,025	—
Max.-Dehnung = 1,9 %	5,5 „	17,500	17,375	0,050	—
	6,5 „	17,525	17,375	0,050	—
	7,5 „	17,575	17,375	0,050	—
	8,5 „	17,625	17,375	0,050	bei 9 kg nach einig. Min. gerissen.

2. Von einem Ast, der monatelang im geheizten Zimmer gelegen, also lufttrocken (ca. $^1/_2$ qmm Querschnitt).

Länge	Belast.	cm	Nach Abnahme der Uebergew. cm	Bleib. Verläng. cm	Bemerkungen
1,4—13,90 cm	0,5 kg	—	—	—	—
	1,5 „	13,925	13,900	0,00	—
	2,5 „	13,950	13,900	0,00	—
	3,5 „	13,975	13,925	0,025	—
Max.-Dehnung = 1,6 %	4,5 „	14,000	13,925	0,025	—
	5,5 „	14,025	13,950	0,050	—
	6,5 „	14,050	13,950	0,050	—
	7,5 „	14,100	13,975	0,075	—
	8,5 „	—	—	—	gerissen!

Aus den Versuchen ergiebt sich, dass sowohl Weissholz als auch Rothholz etwas ductil ist; es sind geringe dauernde Verlängerungen vor dem Bruche bei beiden bemerkbar. Die maximale Dehnbarkeit beträgt bei beiden 1,5—2 %, je nach dem Feuchtigkeitsgehalt, erfordert aber beim Weissholze ungefähr die doppelte Belastung und dieses Verhalten entspricht dem doppelt grösseren Elasticitätsmodul des Weissholzes. Die maximale dauernde Verlängerung ist bei beiden Holzarten ihrer absoluten Grösse nach nicht wesentlich verschieden. Anch hier gilt jedoch dasselbe, was für die Dehnung im ganzen (elastische und unelastische zusammengenommen) gesagt ist, nämlich dass die Anwendung viel grösserer Zugkräfte beim Weissholze nöthig wird, um das Maximum der Verlängerung zu erzielen. Das ergiebt sich schon daraus, dass die Belastung, welche zum Bruche führt, bei Rothholz halb so gross ist wie bei Weissholz. Eine so enorme Ductilität wie die Cocosnussfaser besitzt (16 %), ist beim Rothholze in keiner Weise vorhanden, trotzdem der Verholzungsgrad und auch der physikalische Bau der Zellwand viele Uebereinstimmungen zeigt (die Porenschiefe ist fast genau dieselbe). Hohe Ductilität und hoher Verholzungsgrad fallen also nicht immer zusammen, es scheint hierbei auch auf die Art der incrustirenden Substanzen anzukommen, worüber jedoch besondere Untersuchungen zur Zeit noch fehlen.

Biegungsfestigkeit der Aeste.

Da sich, wie wir gezeigt haben, an der Oberseite der Aeste der Fichte stets die zugfesteren Elemente ausbilden, die Unterseite aber druckfesteres Holz zeigt, so liegt die Vermuthung nahe, dass die Biegungsfestigkeit durch diese Art der Anordnung befördert werde. Ist es ja seit Schwendener auch in botanischen Kreisen eine wohlbekannte Thatsache, dass jeder mit einem Ende wagerecht eingespannte Stab oben auf Zug, unten auf Druck in Anspruch genommen wird. Unterzieht man nun am besten einen gerade gewachsenen Ast einer Probe auf seine Biegungsfestigkeit, indem man ihn mit seinem unteren (Stamm-) Ende in einen Schraubstock einspannt und das andere mit Gewichten belastet, so ist man zunächst erstaunt über die ausserordentliche Biegungsfähigkeit. Das freie Ende eines daumendicken frischen Astes senkt sich bei einer Länge von 46 cm bei 1,5 kg Belastung mit Leichtigkeit um 7,9 cm. Nach Abnahme des Gewichtes schnellt er wieder hoch bis auf 0,65 cm Durchbiegung, um welche er unter seiner ursprünglichen Höhe dauernd zurückbleibt. Diese dauernde Durchbiegung vermindert sich nach einiger Zeit noch etwas. Bei dem Versuche war die Weissholzseite wie in der natürlichen Lage des Astes am Stamm, also oben. Die Frage ist nun, ob sich ein Unterschied constatiren lässt in dieser Biegungsfähigkeit, wenn der Ast in umgekehrter Lage (Rothholz oben) belastet wird. Führt man denselben Versuch mit der erwähnten Abänderung aus, so beobachtet man eine bedeutend grössere Senkung des freien Astendes bei der gleichen Belastung von 1,5 kg, nämlich um 8,9 cm mit einer dauernden Durchbiegung von 1,2 cm, welche sich aber allmählich noch auf 1,0 cm vermindert. Bedenkt man, dass das der Prüfung unterzogene Aststück nur der unterste Abschnitt eines vielleicht 6fach längeren ganzen Astes ist, so ist es klar, welcher bedeutende Unterschied für das Verhalten der ganzen Aeste hieraus resultirt und welcher sich schon ganz augenscheinlich offenbart, wenn man einen abgeschnittenen Ast in seiner natürlichen Lage oder umgekehrt wagerecht ausgestreckt hält.

Es dürfte nun aber zunächst Bedenken erregen, dass bei dem angeführten Versuch die Elasticitätsgrenze überschritten ist, daher wurden, um genauer auf das Verhalten der Aeste einzugehen, einige Versuche unter Berücksichtigung des Verhaltens innerhalb der Elasticitätsgrenze angestellt.

Ein möglichst gerader Ast von *Picea excelsa* mit 16 Jahresringen am oberen Durchschnittsende wurde frisch, d. h. 3 Stunden nach dem Abschneiden geprüft. Das untere Ende war ca. 1 cm von der Ansatzstelle am Stamme abgesägt und zeigte, die Rinde nicht miteingerechnet, einen Durchmesser des Holzkörpers in verticaler Richtung von 16,5 mm, in horizontaler von 13 mm, während am Ende des Aststückes die entsprechenden Zahlen 13,5 und 12 mm waren. Nebenbei sei hier aufmerksam gemacht auf die brettartige Abplattung des Astes von den Seiten her, welche man mehr oder weniger ausgeprägt fast immer bei den Aesten nicht bloss der Coniferen antrifft und welche offenbar, wie von Ursprung[1]) kürzlich treffend auseinandergesetzt wurde, zur Erhöhung der Biegungsfestigkeit dient. Nach dem Einspannen des unteren Endes wurden am oberen Gewichte befestigt, und die Senkung an einem Stabe gemessen.

Picea excelsa (1).

Freie Länge des Aststückes	Bemerkungen	Belastung	Senkung	Dauernde Durchbiegung
460 mm	Weissholz oben	0,5 kg	23,5 mm	0 mm
" "	Rothholz "	0,5 "	23,5 "	0 "
" "	Rothholz "	1 "	53 "	4 " [2])
" "	Weissholz "	1 "	50 "	2,5 " "
" "	Weissholz "	1,5 "	79 "	6,5 " "
" "	Rothholz "	1,5 "	89 "	10/12 " "

Picea excelsa (2).

400 mm	Weissholz oben	0,5 kg	70 mm	0 mm
" "	Rothholz "	0,5 "	69 "	0 "
" "	Weissholz "	1 "	139 "	9/7 " nach 15 Min.
" "	Rothholz "	1 "	155 "	25 "

Picea excelsa (3).

360 mm	Weissholz oben	0,5 kg	99 mm	0 mm (3—1 mm nach ½ Min.)
" "	Rothholz "	0,5 "	122 "	14 mm (19—16 mm nach ½ Min., 14 mm nach 3 h)

1) A. Ursprung, Zur Erklärung des excentrischen Dickenwachsthums. Ber. d. Deutsch. botan. Gesellsch. 1901, p. 313.

2) Diese Versuche sind nur angestellt, um zu zeigen, dass ausserhalb der Elasticitätsgrenze die Senkung und Durchbiegung stets geringer ist, wenn Weissholz oben gelegen ist.

Abies pectinata (1).
(vierjährig.)

Freie Länge des Aststückes	Bemerkungen	Belastung	Senkung	Dauernde Durchbiegung
340 mm	Weissholz oben	150 g	1,7 mm	0 mm
„ „	Rothholz „	150 „	1,7 „	0 „

Abies pectinata (2).
(siebenjährig.)

330 mm	Weissholz oben	0,5 kg	43 mm	0 mm (nach $1/2$ Min.)
330 „	Rothholz „	0,5 „	51 „	4 „ (nach 10h, anfänglich 8,5 mm)

Die Versuche zeigen, dass innerhalb der Elasticitätsgrenze oft anscheinend kein Unterschied in den Biegungsverhältnissen nach oben und unten zu finden ist[1]). Der nicht homogene Träger, welcher aus zwei mechanisch ungleichwerthigen Materialien zusammengesetzt ist, verhält sich gleich, ob er von oben nach unten oder in umgekehrter Richtung zu seiner natürlichen Lage in Anspruch genommen wird [*Picea* (1) und (2), *Abies* (1)].

Dagegen ist die maximale Belastung, welche der Ast ohne dauernde Verbiegung ertragen kann, verschieden, sie ist grösser für die natürliche Lage des Astes (Weissholz oben), wie aus den Versuchen *Picea* (3) und *Abies* (2) hervorgeht. Diese beiden Versuche sind die schlagendsten, da hier die durch die bleibenden Verlängerungen entstehenden Unsicherheiten vermieden sind. Dass die anderen Versuche keine Auskunft hierüber geben, liegt daran, dass bei der sprungweisen Vermehrung der Belastung von 0,5 auf 1 kg etc. die Elasticitätsgrenze übersprungen wurde.

Für Kräfte, welche den Ast über die Elasticitätsgrenze für Biegung in Anspruch nehmen, zeigen sich bedeutende Unterschiede zu Gunsten der natürlichen Lage des Astes [vergl. *Picea* (1) und (2)].

Vergleichen wir nun diese Resultate mit den Ergebnissen Hartig's. Die Untersuchungen der Elasticität des Roth- und Weissholzes wurden auf Hartig's Veranlassung im mechanisch-technischen Laboratorium des Münchener Polytechnikums ausgeführt

1) Ursprung (l. c.) konnte bei den von ihm mit *Fraxinus exc.* angestellten entsprechenden Versuchen eine um 8 % grössere Durchbiegung feststellen, wenn die Seite des stärksten Dickenwachsthums (d. h. die Oberseite des Astes) nach unten gerichtet war.

und lassen an Genauigkeit nichts zu wünschen übrig. Der Elasticitätsmodul, auf dessen nochmalige Bestimmung füglich verzichtet werden konnte, wurde für Rothholz wie folgt festgestellt:

gegen	Beugung	56 800/58 900	kg/cm²	(vom Ast),
„	Zug	63 900	„	(vom Stamm),
„	Druck	68 650	„	(vom Stamm),

für Weissholz:

gegen	Beugung	107 000/108 000	kg/cm²	(vom Ast),
„	Zug	116 000	„	(vom Stamm),
„	Druck	121 800	„	(vom Stamm).

Es ergiebt sich, wie Hartig bemerkt, für alle drei Elasticitätsarten eine auffallende Uebereinstimmung insofern, als das Rothholz einen fast halb so grossen Modulus besitzt, wie das Zugholz resp. Weissholz. Wir können hinzufügen, dass die Zugfestigkeit (vergl. p. 82 u. folg.) sich diesem Verhalten anschliesst. Auch sie ist für Weissholz ungefähr doppelt so gross wie für Rothholz.

Hartig liess auch ganze Aeste auf ihre Biegungselasticität prüfen. Die Ausführung dieser Versuche zeigte den Unterschied, dass die Aeste auf zwei Auflager gelegt und in der Mitte belastet wurden. Lag der Ast in seiner natürlichen Lage (Weissholz oben), so ergab sich E = 57 400, bei einem zweiten Versuche E = 65 500, umgekehrt (Weissholz unten) erhielt man E = 60 000 und E = 66 000 kg/cm².

Hartig sagt dazu: „Man darf somit sagen, dass der Widerstand des aus Rothholz und Zugholz zusammengesetzten Astes gegen eine Beugung gleich ist, ob die Kraft von oben oder von unten angreift.“ Das stimmt denn auch damit überein, was wir oben über das Verhalten bei Beugungen innerhalb der Elasticitätsgrenze gefunden haben und die Hartig'schen Angaben werden dadurch bestätigt. Ich möchte jedoch auf Grund meiner schon angeführten Versuche noch einige weitergehende Schlüsse ziehen.

Wenn nämlich das Verhalten des Astes gleich ist gegen Beugung nach oben und unten, so ist gar nicht einzusehen, warum diese constante Lagerung des Weissholzes mit seinen ganz anderen mechanischen Eigenschaften auf der oberen Seite überall zu beobachten ist, da ja irgend ein mechanischer Zweck dadurch nicht erreicht würde.

Es ist nun schon oben (p. 93) gezeigt worden, dass der mechanische Effect dieser Anordnung von Weiss- und Rothholz in der

That doch zum Ausdruck kommt und zwar einmal in der Erhöhung der Elasticitätsgrenze und andererseits in dem Verhalten bei Biegungen über diese Grenze hinaus. Daraus dürfte der günstige Einfluss der geschilderten Construction der Aeste aus Weissholz und Rothholz für die Erhöhung der Biegungsfestigkeit zur Genüge hervorgehen.

Nach den Angaben der technischen Werke beträgt für Fichtenholz (ohne Frage stets Stammholz) der Elasticitätsmodul gegen Zug E = 1200 kg/mm² (Heinzerling); für Druck und Beugung gebe ich folgende Uebersicht:

Autor	E für Druck	E für Beugung	Bemerkungen
Bauschinger	822 kg/mm²	1115 kg/mm²	Fichte Bayerns
Tetmajer	1109 „	851 „	„ der Schweiz
Hadek/Janka	991 „	891 „	„ Südtirols.

Rothholz (Hartig):

	E für Zug	E für Druck	E für Beugung
Rothholz (Hartig)	639 kg/mm² [1])	686,5 kg/mm² [1])	568/589 kg/mm² [2])
Weissholz (Hartig)	1160 kg/mm² [1])	1218 kg/mm² [2])	1070 kg/mm² [2]).

Vergleicht man die Zahlen für Weissholz und Rothholz mit denen der ersteren Tabelle, so ergiebt sich, dass das Weissholz dem besten Fichtenholze in seinen elastischen Eigenschaften gleichsteht, ja es sogar etwas übertrifft. Rothholz bleibt dagegen hinter dem Durchschnitte des gewöhnlichen Fichtenholzes bedeutend, mitunter (Beugung) um die Hälfte zurück. Was allerdings die Druckfestigkeit anbetrifft, so schliesst sich dieselbe nicht dem Verhalten des Elasticitätsmodul für Druck an. Sie ist im Gegentheil grösser als bei gewöhnlichem Fichtenholz, in Folge der Zusammensetzung aus ganz besonders stark verdickten Zellelementen (cfr. Druckfestigkeit p. 85).

Hierbei ist nicht zu übersehen, dass der Elasticitätsmodul, so wie oben bestimmt ist, sich auf das gesammte Holz seinem Umrisse nach bezieht, der Modul der Zellwand selbst ist dadurch noch nicht bestimmt. Es liesse sich zum Beispiel denken und kommt wohl thatsächlich auch vor, dass zwei Hölzer aus Zellen zusammengesetzt sind, von denen die des einen sehr grosse Lumina, die des andern verschwindend kleine besitzen. Beide aber haben gleich

1) vom Stamm.
2) vom Ast.

gebaute Zellwände sowohl dem Materiale als auch der physikalischen Beschaffenheit nach. Dann wird, auf den allgemeinen Umriss bezogen, der Modul der zweiten Holzart mit kleinlumigen Zellen grösser ausfallen. Wollte man also in unserm Falle den Modul der Zellwand selbst feststellen, so ist dazu die Kenntniss des Lumenverhältnisses unerlässlich. Da dasselbe bei Rothholz und Weissholz von Aesten nicht gleich ist, sondern sich für Weissholz durch Messung und Rechnung auf 0,48, dagegen für Rothholz auf 0,63 ergiebt, so wird der Modul für reine Zellwand

für Rothholz 568 : 0,63 resp. 589 : 0,63,
für Weissholz 1070 : 0,48 resp. 1080 : 0,48, also
Rothholz für Beugung $E_0 =$ 902/935 kg/mm²
Weissholz „ „ $E_0 =$ 2229/2250 „

Das Verhältniss beider Module verändert sich noch mehr zu Gunsten des Weissholzes.

Quellungsfähigkeit.

Bei der Untersuchung des Schwindens und Quellens des Rothholzes fand Hartig, dass dasselbe sich nicht gemäss der von ihm aufgestellten Regel[1]) für die Berechnung der Schwindeprocente verhält. Während sich nach der Rechnung 20% dem Volumen nach ergeben, zeigte der Versuch nur 6,4—8%. Hartig selbst erklärt dies durch die Annahme, dass sich die mit Luft erfüllten Leerräume im Innern der Tracheïden vergrössern, das Schwinden der Substanz für sich soll ebenso stark sein wie bei anderem Holze, wo sich die Regel brauchbar erweist. Mir scheint aber hierdurch die Unbrauchbarkeit der Formel zur Berechnung der Schwindeprocente bewiesen zu sein. Offenbar findet beim Schwinden der Membranen immer eine Vergrösserung der Zelllumina und sonstigen Leerräume statt. Diese Vergrösserung ist ja auch leicht direct zu beobachten, und es wird daher immer nur ein Theil der wirklichen Flächenschwindung gemessen, wenn nur der äussere Umriss eines Holzstückes Gegenstand der Messung ist. Ferner verhalten sich wohl aber auch die Membranen nicht immer so gleichmässig, dass

1) Es wird angenommen, dass die frische imbibirte Holzwandung aus ²/₃ organischer Substanz und ¹/₃ Wasser (dem Volumen nach. Anm. d. Verf.) besteht. Die Hälfte des Trockenvolumens soll dann den Procentsatz anzeigen, um den sich ein frisches Holzstück beim Trocknen verkleinert. Demgemäss wird das Gewicht der festgestellten Trockensubstanz durch Division mit 1,56 (spec. Gew. der Cellulose) in Trockenvolumen umgewandelt und durch 2 dividirt.

sie im imbibirten Zustande stets $^1/_3$ Volumen Wasser enthalten. Auch steht es fest, dass die Quellungsfähigkeit der Membranen durchaus abhängig ist von der physikalischen und chemischen Beschaffenheit derselben. Die Micellarstructur, welche ihren Ausdruck in der Streifung und Porenrichtung der Membranen findet, ist wie von N. J. C. Müller, Schwendener und Zimmermann[1]) festgestellt wurde, von grösster Bedeutung für die Quellungsgrösse nach einer bestimmten Richtung. Die Achsen der Quellungs- und der Polarisationsellipsen haben für Bastzellen und ähnliche mechanische Zellen, jedenfalls auch für Tracheïden, gleiche Lage, sind aber in ihren Grössen reciprok. In der Richtung der grössten optischen Achse findet die geringste Quellung resp. bei der Quellung mit Structuränderung in Alkalien und Säuren Verkürzung statt. Die mittlere Achse entspricht einem mittleren, die kleinste dem grössten Quellungswerth. Die Achse, welche parallel zur Porenstellung gerichtet ist, zeigt, da sie der grössten optischen Achse entspricht, demnach die geringste Verlängerung, die grösste Verlängerung zeigt immer die radiale Achse.

Die auffällige Erscheinung, dass das Rothholz in der Längsrichtung, wenn auch absolut genommen schwach, so doch verhältnissmässig bedeutender schwindet, findet unter Berücksichtigung dieser Gesichtspunkte ihre ausreichende Erklärung. Das Schwinden beträgt 1,287 % gegenüber 0,09 % für Weissholz nach Hartig. Die Zellwände des Rothholzes zeigen nämlich Spiralen, welche durchschnittlich unter 40° geneigt sind, daher fällt die kleinste Quellungsachse nicht mit der Längsachse der Zellen zusammen, weshalb auch in der Richtung der letzteren eine stärkere Ausdehnung stattfindet. Beim Weissholze der Aeste wechselt die Porenschiefe zwischen 10° und 37°, im Durchschnitt beträgt sie 20,5°, während beim Weissholze des Stammes die Poren oft genau parallel der Zellenlängsachse verlaufen. Es ist nun interessant, dass genau entsprechend dieser grösseren Steilheit der Spiralen auch nach Hartig's Beobachtungen die Längsschwindung hier eine ausserordentlich kleine ist, was Hartig aber nicht weiter erklärt.

Aber die Micellarstructur ist nicht ausschliesslich bestimmend für die Grösse der Quellung[2]), sie kommt überhaupt wohl mehr

1) Sitzungsber. d. Berl. Akad. 1887, Ueber Quell. u. Doppelbrech. vegetab. Membranen, und Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XII.

2) C. Steinbrink, Abhängigk. d. Richt. hygrosk. Spannkräfte. Ber. d. Deutsch. botan. Gesellsch., VI, p. 387.

für die Richtung derselben in Betracht. Auch bei gleicher Micellarstructur kann die Quellung verschieden gross ausfallen, was dann durch chemische Verschiedenheiten resp. Incrustationen sich erklärt. In dieser Beziehung habe ich an anderer Stelle [1]) gezeigt, dass durch Entfernung der incrustirenden Substanzen aus der Zellwand mit Hilfe des Bleichprocesses die Quellungsfähigkeit sehr bedeutend erhöht wird, bei Cocosfaser z. B. von 2,7 auf 15,1 % in der Querrichtung.

Wenn also das Rothholz eine so geringe Quellungsfähigkeit dem Volumen nach aufweist, so ist das eine Folge der starken Incrustirung dieses Holzes, welche sich in dem mikro- und makrochemischen Verhalten desselben ausspricht, wie es von Hartig selbst ebenfalls hervorgehoben ist und wie ja oben (p. 81) festgestellt worden, dass die Menge der incrustirenden Substanzen bis 67,7 % beträgt gegenüber 48 % für Weissholz. Uebrigens weicht auch hier beim Weissholze die beobachtete Volumenschwindung von der nach der Hartig'schen Regel berechneten bedeutend ab; das wirkliche Schwindeprocent beträgt 10,47 gegenüber einem berechneten von 15,1. Hartig vermuthet, dass die innerste Faltenwand hier eine Rolle spielt. Einfacher erscheint mir aber die Annahme, dass die Volumenschwindung entsprechend der geringeren Verholzung der Elemente des Weissholzes grösser als beim Rothholz ist, nämlich 10,47 gegenüber 6,4 %. Dass beim Roth- und Weissholze des Stammes diese Beziehungen nicht so deutlich hervortreten, ist erklärlich, da hier die typische Ausbildung der beiden Holzarten nicht so ausgeprägt ist wie beim Astholze.

Es liegt also hier in dem Verhalten des Roth- und Weissholzes eine schöne Bestätigung der Ansicht vor, dass stark verholzte Membranen eine geringere Quellungsfähigkeit besitzen als weniger verholzte. Auch habe ich mich hier von neuem davon überzeugt, dass durch Chlor gebleichte, von den incrustirenden Substanzen befreite Membranen dadurch stärkeres Quellungs- resp. Schwindungsvermögen erlangen. Man kann zu diesem Zwecke die bei der makrochemischen Bestimmung des Gehalts an reiner Cellulose (Dextrose-Cellulose) nach Schulze-Hoffmeister zurückbleibenden Massen benutzen (p. 80). Bringt man bei schwacher Vergrösserung breitere, aus Tracheïden bestehende Holztheilchen

1) P. Sonntag, Verholzung u. mechan. Eigensch. d. Zellwände. Ber. d. Deutsch. botan. Gesellsch. 1901.

zuerst in absoluten Alkohol, misst den Querdurchmesser senkrecht zur Zelllänge, setzt dann Wasser hinzu und misst nach längerem (einstündigem) Verweilen in Wasser noch einmal, so kann man leicht die procentige Zunahme in radialer Richtung feststellen. An den Markstrahlen ist leicht zu constatiren, ob ein Radialschnitt vorliegt.

Auf diese Weise zeigte sich, dass beim Weissholze, im rohen Zustande, an Radialschnitten die Quellung 3,3 und 4,5 %, bei gebleichten Faserbündeln dagegen 12,9 und 13,3 beträgt. Beim Rothholze stellten sich die entsprechenden Zahlen auf 0 und 3,4 bezw. 11,2 und 11,5 %.

Dass das Rothholz selbst im gebleichten Zustande nicht ganz die Quellungsgrösse des gebleichten Weissholzes erlangt, erklärt sich aus dem grösseren Winkel der Micellarreihen.

Es sei noch darauf hingewiesen, dass in Folge der ungleichen Quellbarkeit der Unter- und Oberseite der Aeste Krümmungserscheinungen an trockenen Aesten bei Wechsel von nassem und trockenem Wetter eintreten (Hartig).

Zweckmässigkeit und Ursachen der Rothholzbildung.

Es liegt die Vermuthung nahe, dass zwischen der Rothholzbildung und dem sogenannten excentrischen Bau des Holzkörpers der Coniferen, speciell der Fichte, ein gewisser Zusammenhang besteht, da beide Bildungen fast immer gleichzeitig auftreten. Wenn nun auch dieser Zusammenhang kein untrennbarer ist, wie der Bau der Wurzeln zeigt, der zwar häufig excentrisch ist, aber niemals typisches Rothholz oder Hartseitigkeit aufweist, so ist es doch von Interesse zu erfahren, wie die Autoren, welche sich mit der Erscheinung des excentrischen Baues des Holzkörpers beschäftigten, ihre Ansichten über die Ursachen desselben äussern. Eine sehr vollständige Uebersicht der einschlägigen Literatur findet sich bei Kny[1]) in seiner Untersuchung über das Dickenwachsthum des Holzkörpers. Schon Decandolle, Treviranus, Nördlinger, H. v. Mohl und andere wandten ihre Aufmerksamkeit diesen Erscheinungen zu. Schimper führte die Bezeichnungen der Hyponastie, Epinastie und Diplonastie ein, welche später aber z. Th. in

1) Kny, Ueber das Dickenwachsthum des Holzkörpers in seiner Abhängigkeit von äusseren Einflüssen, Berlin 1882.

gar verschiedenartigem Sinne angewandt werden. Während Kny beispielsweise stets Hyponastie des Querschnitts meint, wurde von de Vries[1]) und neuerdings von Baranetzki[2]) augenscheinlich darunter wieder ganz etwas anderes verstanden, nämlich gefördertes Wachsthum der Unterseite in der Längsrichtung. Wiesner hat daher die Bezeichnung Hypo- und Epitrophie für die Querschnittsveränderung vorgeschlagen[3]). Kny fand, dass alle Coniferen, die er untersuchte, hyponastisch in seinem Sinne sind, also auch wohl, worauf die früheren Autoren keinen grösseren Nachdruck legten, Rothholz auf der Unterseite entwickelten. Die Mehrzahl der dikotylen Gewächse ist epinastisch. Interessant ist auch die Bemerkung Kny's (p. 15), dass an seitlich gerichteten Zweigen der Querschnitt in verticaler Richtung ziemlich constant einen grösseren Durchmesser besitzt als in horizontaler. Hiermit war dann stets eine Neigung zur Epinastie oder Hyponastie verbunden. Ich habe dieselbe Beobachtung an der Mehrzahl der untersuchten Aeste von Coniferen und gelegentlich auch von dikotylen Holzgewächsen gemacht. Nur an den Aesten freistehender Bäume, welche der seitlichen Einwirkung des Windes ausgesetzt sind, findet man Abweichungen mit Abplattung von oben nach unten. Ist aber der Baum im dichten geschützten Bestande gross geworden, so ist der verticale Durchmesser der Aeste grösser.

Es ist nun wohl keinem Zweifel unterworfen, dass diese Erscheinung eine Einrichtung zur Herstellung vermehrter Biegungsfestigkeit in verticaler Richtung darstellt[4]). Man hat nur nöthig sich das Verhalten eines Holzbrettes einerseits mit wagerechter, andererseits mit senkrechter Fläche vorzustellen, um die hier in Betracht kommenden Verhältnisse sich zu veranschaulichen. Auch die Stützwurzeln der ostindischen *Ficus*-Arten sind ja klassische Beispiele für diese Erscheinung und unsere einheimischen Coniferen zeigen an den unmittelbar am Stamme entspringenden Wurzeln wie bekannt dieselbe Tendenz in ganz ausgesprochener Weise.

Hieraus geht nun aber jedenfalls hervor, dass der Baum ganz allgemein das Bestreben hat, seine wagerechten Holzkörper, die

---

1) Arb. d. botan. Inst. Würzburg, Bd. I.

2) Baranetzky, Richtung der Aeste (Flora 1901, Erg.-Bd.).

3) Ber. d. Deutsch. botan. Gesellsch., 1892.

4) Vergl. hierzu „Ursprung, Zur Erklärung des excentr. Dickenwachsthums". Ber. d. Deutsch. botan. Gesellsch., 1901, p. 313, dessen theoretische Betrachtungen (p. 320) hier eine experimentelle Bestätigung gefunden haben.

dem Einfluss ihrer eigenen Schwere unterliegen oder sonst, wie die Wurzeln am Ursprunge des Stammes durch die Last des Baumes, in Anspruch genommen werden, möglichst biegungsfest in der Richtung der wirkenden Kräfte zu construiren.

Es ist daher auch nicht wunderbar, wenn wir sehen, dass der Baum noch andere Mittel hat, dieses Bedürfniss nach erhöhter Biegungsfestigkeit in verticaler Richtung zu befriedigen, und da scheinen die Coniferen in der Entwickelung von Rothholz und Weissholz eine Fähigkeit zu besitzen, die von anderen Familien der Baumgewächse bisher nicht bekannt geworden. Das zugfeste Weissholz entwickelt sich auf der Oberseite der Aeste, dort wo der Holzkörper auf Zug in Anspruch genommen wird, die druckfesten, fast nur aus stark verdickten Zellen bestehenden Massen des Rothholzes lagern sich auf der durch Längsdruck gepressten Unterseite ab. Es ist oben experimentell gezeigt worden, dass dadurch die Biegungsfestigkeit erhöht wird. Allerdings bleibt dem Aste immer noch die Fähigkeit, sich bei starken Belastungen ohne Bruch zu biegen, sogar über die Elasticitätsgrenze hinaus, und kann er so im Laufe der Zeit sogar seine Gestalt ganz erheblich ändern. Jede aufmerksame Beobachtung einer grösseren Anzahl von Fichten zeigt uns die wechselnde Form der Aeste, welche zwar meist schön aufwärts gebogen, oft jedoch auch genau wagerecht oder selbst herabhängend mit nach oben gebogener Spitze sein kann. Die Form mit herabgebogenen Aesten findet sich meist bei älteren Bäumen und bei solchen, die an sehr schattigen Standorten erwachsen. Wie dieses Herabbiegen unter Umständen zu Stande kommt, kann man leicht an einer sog. Zimmertanne *(Araucaria excelsa)* beobachten. Die Aeste des jüngsten Quirls entwickeln sich schön wagerecht, bis sie einen neuen Trieb erhalten. Durch die vermehrte Last des neu verlängerten Triebes biegen sie sich aber bald herunter und ältere Aeste hängen ganz herab. Offenbar hält die mechanische Verstärkung des unteren älteren Theiles der Aeste nicht gleichen Schritt mit der vermehrten Belastung. Ob hierbei auch die Erreichung einer besseren Lichtlage der Aeste eine Rolle spielt — der neu entwickelte Quirl nimmt das Oberlicht fort — mag dahingestellt bleiben. Bei grösserer Verlängerung der Aeste tritt dann oft wieder eine Aufwärtsbiegung der Astspitzen ein, so dass dann die eigenthümliche S-Form des Astes entsteht, wie man sie sehr schön z. B. auf der Abbildung von *Ar. brasiliana* in Engler-Prantl (Theil II, p. 67 nach Flora bras.) sehen kann.

Ausser durch die vermehrte Belastung in Folge des eigenen Wachsthums kann sicher noch häufiger Fremdbelastung durch Schnee, Reif und Eisanhang in Gegenden mit reichlichem, winterlichem Niederschlage dauernde Formveränderung der Aeste verursachen. Welche ungeheuren Verwüstungen in Nadelwäldern durch Schneedruck und Schneebruch angerichtet werden, findet man ausführlich von Rossmässler in seinem immer noch vortrefflichen „Wald" geschildert. Dass die Laubhölzer durch diese Umstände ihrer geringeren Angriffsfläche wegen, die sie, vom Laub befreit, Winterstürmen und Schnee bieten, weniger zu leiden haben, ist klar, auch muss man sich sagen, dass die Nadelhölzer noch weit mehr leiden würden, wenn ihre Aeste wirklich völlig biegungsfest gebaut wären. Ihre Fähigkeit, sich selbst unter Formveränderung herunterzubiegen, erleichtert das Abrutschen der Schneemassen und befreit die Aeste so von ihrer unerträglichen Last, während die Aenderung der Astform keinen wesentlichen Nachtheil bringt.

So scheint zunächst die mechanische Zweckmässigkeit des geschilderten Astbaus gegenüber den Wirkungen der Schwere keinem Zweifel zu unterliegen. Anders und schwieriger liegt die Frage nach den bewirkenden Ursachen. Nach den Ursachen der Rothholzbildung haben die Forscher, welche sich mit dieser Erscheinung beschäftigten, vielfach gesucht und ebenso wie für das excentrische Wachsthum des Holzkörpers trifft man hier die verschiedenartigsten Ansichten. Es kommen in Betracht ernährungsphysiologische Gründe, die Schwerkraft, Druck, Epinastie, Heliotropismus und Geotropismus.

Für den excentrischen Bau des Holzkörpers wird von den meisten Autoren die Einwirkung der Schwerkraft in Abrede gestellt, so von Kny, nach dessen Ansicht dieselbe weder bei oberirdischen Aesten noch bei Wurzeln betheiligt ist. Auch Detlefsen[1]), der allerdings von der durch Krabbe widerlegten Rindendrucktheorie ausgeht, sagt: „ein directer Einfluss von Licht und Gravitation auf das cambiale Dickenwachsthum ist überhaupt nicht vorhanden." Mitunter wird den Aesten eine sog. Eigenrichtung zugeschrieben. Baranetzki (l. c., p. 209) sagt: „Sind die den Trieben selbstständig eigenen, epinastischen Krümmungen immer

1) Detlefsen, Vers. ein mechan. Erklär. d. excentr. Dickenwachsthums. Wismar 1881 (Programm d. Gymn.).

unbedeutend, so müssen starke bei den normalen Entwickelungsbedingungen sich bildende Abwärtskrümmungen durch die eigene Schwere verursacht werden. Dass der sog. Autotropismus wenig erklärt, ist wohl klar. An anderer Stelle wird von diesem Autor die Eigenschaft der sog. Gegenkrümmung und negativer Geotropismus zur Erklärung der Astrichtung benutzt. A. Mer[1]) führt überreiche Nahrungszufuhr als Grund der Rothholzbildung ins Feld und Konontschuk (l. c.) scheint sich derselben Meinung anzuschliessen. Die rohe Vorstellung, dass sich die Bildungsstoffe in Folge der Schwere an der unteren Seite anhäufen und hier breitere Jahresringe erzeugen, wird schon von Rossmässler zurückgewiesen, da es auch epinastische Aeste und Wurzeln gäbe.

Sehr eingehend hat sich zuletzt auch Hartig mit dieser Frage beschäftigt. Nach der Ansicht dieses Forschers kommen für die Rothholzbildung in Betracht der Längsdruck auf das Cambium und die Schwerkraft direct. Sowohl Druckreiz als auch Schwerkraftreiz können die Veranlassung zur Entstehung von Rothholz werden (l. c., p. 75), was durch eine Reihe von Beobachtungen und Versuchen mit umgekehrt aufgehängten Fichten nachzuweisen versucht wird[2]). Ohne dass an den Thatsachen der Beobachtungen, soweit dieselben überhaupt zu klaren Resultaten führten (manche Versuche werden von Hartig selbst als noch nicht gelungen hingestellt), zu zweifeln ist, so scheinen mir dieselben doch wohl anderer Auslegung zugänglich, also nicht eindeutig zu sein. Hartig sagt (l. c., p. 58): „Es bleibt zunächst unaufgeklärt, weshalb der von der Schwerkraft ausgehende Reiz, der doch auf die Cambiumzellen des ganzen Astes einwirkt, nur an dem Cambium der Unterseite die merkwürdige Reaction hervorruft. Der einzige ersichtliche Unterschied besteht darin, dass die Cambiumzellen der Unterseite ihre Tochterzellen nach oben, die der Oberseite dagegen nach unten hin abschnüren, doch soll mit dem Hinweise auf diese Verschiedenheit in der Situation der Gewebezellen zu ihren Mutterzellen nicht gesagt sein, dass darin eine Erklärung für die Reizbarkeit der Gewebezellen der Unterseite gefunden wäre.“ Er fährt dann fort: „Nun habe ich früher schon gezeigt, dass auch Längsdruck auf die

1) De la formation du bois rouge dans le Sapin et l'Epicéa, C. R. Paris 1887, T. CIV, nach Just's Jahresber.

2) Aehnliche Versuche sind übrigens auch durch Cieslar (Centralbl. f. d. ges. Forstwesen, 1896, Wien) ausgeführt und beschrieben. Vergl. J. Wiesner, Paratonische Trophieen beim Dickenwachsthum des Holzes d. Fichte (Ber. d. Deutsch. botan. Ges. 1896).

Cambialzellen (nämlich an Stämmen) und die jungen Gewebezellen zur Rothholzbildung führt. Wir stehen demnach vor der bemerkenswerthen Thatsache, dass zwei ganz verschiedene Reize dieselbe Reaction des Baumes hervorrufen."

Hierzu ist zu bemerken, dass die Unterseite jedes horizontalen Astes doch ebenfalls eine Druckwirkung in Folge der Schwere erfährt wie die Oberseite die entsprechende Zugwirkung. Es entspricht also die Rothholzbildung an der Astunterseite derselben Bildung an Stämmen auf der Leeseite. Hier scheint es also unnöthig, zwei verschiedene Reize anzunehmen. Aber Hartig (l. c., p. 75) ist zu seiner Ansicht von der Rothholzbildung unter alleiniger Einwirkung des Schwerkraftreizes (bei Ausschluss des Druckes nur in Folge der Lage zur Schwerkraftrichtung) durch zwei Beobachtungen gekommen. Es sind das Beobachtungen an umgestürzten Stämmen und an horizontal gelegten Fichten mit nach oben gezogenem Gipfel. In beiden Fällen zeigte sich Rothholzbildung auf der Unterseite im ersten Falle deutlich, im zweiten mehr oder minder reichlich. Mir scheint dies kein ausreichender Beweis für die Annahme der Rothholzbildung unter alleiniger Wirkung des Schwerkraftreizes (ohne Druck). Dagegen spricht nämlich schon die Beobachtung, dass an Wurzeln sich keine Rothholzbildung constatiren lässt, obwohl dieselben oft genau wie die horizontalen Aeste einem solchen Schwerkraftreize (im Hartig'schen Sinne) ausgesetzt sind, bei welchem ja nur die Lage zur Richtung der Schwerkraft in Betracht kommt. Diese Thatsache macht doch wohl einen Einfluss des Lichtes wahrscheinlich und würde dieser den Hartig'schen Versuch mit dem aufwärts gebogenen Fichtengipfel ebenfalls erklären. Hier ist auch der Ort, auf die Beobachtungen v. Weinzierl's[1]) zurückzukommen, der an heliotropisch krümmungsfähigen Stielen von *Tulipa* und *Hyacinthus* fand, dass die Lichtseite eine doppelt so zugfeste Epidermis entwickelt wie die Schattenseite. W. spricht die Ansicht aus, dass hierauf der Heliotropismus dieser Organe beruhe. Es ist mir nicht unwahrscheinlich, dass für die Rothholzbildung der Fichtenäste und Coniferenäste überhaupt der Heliotropismus ebenfalls von Bedeutung ist. An völlig liegenden Aesten der Strandkiefer fand ich wie Hartig an liegenden Stämmen Rothholz auf der Unterseite.

1) Beitr. z. Lehre v. d. Festigkeit etc., in Sitzungsber. d. math. nat. Cl. LXXVI, Bd. I, Wien.

Nach alledem scheint es, als ob für die Rothholzbildung nur der Druck der eigenen Schwere oder des Windes, Heliotropismus und vielleicht erbliche Wachthumsform als Ursachen in Betracht kommen und kann ich nur die von Ursprung[1]) ausgesprochene Ansicht bestätigen, dass das mechanische Moment für die Erklärung des excentrischen Dickenwachsthums und, wie ich hinzufüge, auch der Rothholzbildung von hervorragender Bedeutung ist. Daneben kommt sicher noch das Lichtbedürfniss der blättertragenden Triebe in Betracht. Andere Factoren von zweifelhafter Wirkungsweise herbeizuziehen erscheint unnöthig.

Resultate.

1. Die Oberseite (Zugseite) der Aeste der Fichte, welche aus Weissholz besteht, hat eine doppelt so grosse Zugfestigkeit, wie die aus Rothholz bestehende Unterseite (Druckseite), Weissholz und Rothholz von Stämmen, welche Winddruck auszuhalten hatten, verhält sich ähnlich.

2. Die Unterseite (Druckseite) der Aeste ist durch Ausbildung der stark verdickten Elemente des Rothholzes druckfester als die Oberseite.

3. Die Biegungsfestigkeit, speciell die Elasticitätsgrenze für Biegung des nicht homogenen Trägers, welchen die Aeste darstellen, wird durch diese Anordnung erhöht, aber nur in seiner natürlichen Lage in der Richtung der Schwere (bei Stämmen in der Richtung des Winddrucks).

4. Die mechanischen Eigenschaften des Roth- und Weissholzes sind abhängig von der Micellarstructur, der Grösse und Form der Poren und der chemischen Beschaffenheit der Zellwand.

5. Die grössere Quellbarkeit des Rothholzes in der Längsrichtung erklärt sich aus der Micellarstructur (geneigte Spiralen), dagegen die geringe absolute Volumen-Quellbarkeit aus der starken Verholzung.

6. Die Ursachen der Roth- resp. Weissholzbildung sind in den Druck- und Zugkräften, welche auf die Holztriebe wirken, und in heliotropischen Einflüssen zu suchen.

---

1) Vergl. Anm. auf p. 100.

Cyclotella bodanica var. *lemanica* O. Müller im Vierwaldstättersee und ihre Auxosporenbildung.

Botanische Untersuchungen des Vierwaldstättersees.

Von

Hans Bachmann.

Mit Tafel I und 3 Textfiguren.

I. Untersuchungsmethode.

Die Gattung *Cyclotella* bildet während des ganzen Jahres einen Bestandtheil des Phytoplankton des Vierwaldstättersees. Seit fünf Jahren beschäftigte ich mich mit dem Studium der im Wasser passiv oder activ schwebenden und schwimmenden Pflanzen, in der Hoffnung, durch Reinkulturen den Entwickelungsprocess der einzelnen Species lückenlos verfolgen zu können. Das Material dieser Planktonstudien wurde auf drei verschiedene Arten gesammelt.

a) Ein sog. Müller'sches Netz wurde auf oder einige Centimeter unter der Oberfläche ca. 5 Minuten gezogen. Verwendet man die gröberen Nummern (14—17) des seidenen Müllerbeuteltuches, so erhält man vorzugsweise Zooplankton. Die Nummern 18—20 filtriren langsamer, die Kruster entrinnen viel leichter, dafür erhält man grössere Mengen von Pflanzen. Die Netzchen besitzen am unteren Ende eine Kautschuktasche, wo der Filtrationsrückstand sich ansammelt und leicht in ein Glasgefäss entleert werden kann[1]).

b) Mit dem mittleren Apstein-Netz wurden Verticalzüge von 30—200 m Tiefe ausgeführt. Für die quantitativen Untersuchungen können nur diese Verticalzüge Verwendung finden.

c) Aus verschiedenen Tiefen wurde Wasser mittelst der Pumpe gefasst, filtrirt und auf die Organismen hin untersucht (Bachmann 900).

---

1) Solche Müller'sche Planktonnetze sind käuflich bei Gebr. Locher, Münstergasse 9, Zürich. Preis des Netzes No. 20 = 13 Fr.

Bis jetzt ist es mir nicht gelungen, die pflanzlichen Planktonten weiter zu züchten und Reinkulturen herzustellen. Als einziges Mittel, den lückenlosen Verlauf in der Entwickelung einer Planktonalge beobachten zu können, blieben mir häufige Excursionen und sofortige Untersuchung des gesammelten lebenden Materiales. Schon vor zwei Jahren waren mir gewisse Stadien der Auxosporenbildung von *Cyclotella* im conservirten Materiale[1]) begegnet; allein erst nach lang fortgesetzter Durchmusterung von lebenden Planktonproben, welche während zwei Monaten, oft zweimal in der Woche, gesammelt wurden, konnte ein klares Bild gewonnen werden. Durch eigene Erfahrung gewitzigt, möchte ich allen Planktologen den Rath geben, aus der Jahresstatistik eines Sees das Maximum der Entwickelung eines jeden einzelnen Organismus herauszusuchen und dann diese Hauptentwickelungszeiten nur zum Studium von lebendem Material zu verwenden. Diese Studien wären erfolgreicher als das Streben und Suchen nach neuen Arten oder doch wenigstens nach neuen Varietäten.

II. Speciesbeschreibung.

(Taf. I, Fig. 1—9.)

Cyclotella erlangt das Maximum der Entwickelung im Vierwaldstättersee im November. Allein schon im September und October nimmt sie neben *Fragilaria* eine wichtige Stellung ein. Das wird also die Zeit sein, wo das Studium einsetzen muss. Diese Diatomee fehlt aber das ganze Jahr in den Planktonproben nie.

Die Gattung *Cyclotella* Kütz. gehört zu den centrisch gebauten Kieselalgen, denen also die Raphe und Pseudoraphe fehlen. Die Zellen sind einzeln oder, wenn sie nach der Theilung sich nicht sofort trennen, zu zwei bis vier Individuen verbunden, wie ich solche aus dem Thunersee beobachtet habe. Durch Gallertfäden verbundene Kolonien sind häufig. Die Zelle stellt entweder einen kurzen Cylinder oder eine schmale Scheibe vor. Die Schalenansicht ist also kreisrund. Die Schalenseite besitzt deutlich einen centralen Theil und eine ringförmige Randpartie. Während ersterer gewöhnlich fein punktirt ist, zeigt letztere mehr oder weniger feine radiäre Strahlen.

1) Zur Conservirung eignet sich sehr gut die 40 proc. Formaldehyd-Lösung. Man giesst zur Planktonprobe so viel Formol, dass dieselbe 4—5 proc. wird.

Nach meinen bisherigen Beobachtungen muss ich immer noch an der Eintheilung der Species, wie sie Schütt (99) gegeben hat und ich sie 1901 publicirte, festhalten.

1. *Eu-Cyclotella,* Schalenrand in Gürtelansicht undulirt,
2. *Discoplea,* „ nicht undulirt.
   a) Zellen einzeln.
   b) „ zu Colonien vereinigt.

Wie Senn (99) nachgewiesen hat, können Colonien bildende grüne Algen unter gewissen Bedingungen in einzelnen Zellen auftreten. Für diejenigen Cyclotellen, welche mir bisher in Gallertcolonien begegneten, konnte ich ein Auftreten in Einzelzellen nicht nachweisen. Freilich trennten sich die Zellen von *Cyclotella socialis* oft nach einigen Tagen, wo sie in Glasschalen aufbewahrt wurden, aus dem Gallertverbande los. Es war aber dies ein pathologisches Merkmal; denn bald darauf gingen die Zellen zu Grunde. Ich fasse also auch hier die Colonienbildung noch als Artenunterschied auf und muss die *Cyclotella comta* var. *radiosa* Grun., wie sie zuerst Kirchner vom Bodensee beschrieb, mit Schütt (99) als eigene Species bezeichnen.

Mit undulirter Gürtelseite wären nach Van Heurck (85) ausgerüstet:

C. operculata Kütz.,
C. Meneghiniana Kütz.,
C. Kützingiana Chauvin,

alle drei Formen mit geringem Durchmesser (nicht über 30 μ).

Eine gerade Gürtelbandansicht zeigen folgende als Einzelzellen vorkommende Arten:

C. striata Grun.,
C. antiqua W. Sm.,
C. comta Kütz.,
C. bodanica Eulenstein.

Die Artmerkmale dieser vier Species sind ziemlich gute. Wenn man dagegen die vielen Unterarten und Formen betrachtet, in welche diese Arten gespalten wurden, und über welche die Diatomeenliteratur (De Toni, p. 1351, Van Heurck, Atlas) Aufschluss giebt, dann wird der berechtigte Wunsch laut, dieses schwierige Genus möchte gründlich bearbeitet werden. Es mag schon hier bemerkt werden, dass ohne ausgiebiges Studium der Auxosporenbildung der Systematiker irre geführt wird.

Cyclotella comta und *C. bodanica* haben die Verdickung der Randstrahlen gemeinsam. Letztere Art zeichnet sich aber durch die splendide Grösse aus. Ihr Schalendurchmesser variirt im Bodensee von **44** μ bis 77 μ. Die Schalenseite ist im Centrum schwach concav, sodass die Gürtelansicht an den beiden Schalenseiten tellerförmige Vertiefungen aufweist. Das zweite Merkmal, welches die *C. bodanica* zur Species stempelt, das sind „fünf flammenartige Punkte" auf der Schalenseite. Sie erscheinen erst recht deutlich, wenn man die Kieselskelette herstellt und zeigen sich als längliche Stellen, Unterbrechungen der radiären Streifung auf der Grenze zwischen Centralscheibe und Randpartie. Ihr Ende ist durch einen Punkt in der Randpartie markirt. Sehr wahrscheinlich sind diese „flammenden Punkte" Poren oder kurze Kanälchen, wie sie bei den Diatomeen häufig sind (Fig. 1, Taf. I).

Ueber eine Varietät dieser Species schreibt Schröter (97): „O. Müller constatirte im Plankton des Genfersees eine kräftiger gezeichnete Abart mit stark vorgewölbten Schalenseiten, der die fünf Punkte oft fehlen. Sie fand sich z. B. am 10. Decbr. 1896 in grosser Menge im Genferseeplankton. Brun (01) betrachtet diese Form nicht als besondere Varietät, sondern als identisch mit *C. bodanica*. Diese nämliche Form

Cyclotella bodanica Eulenstein var. *lemanica* O. Müller

ist im Plankton des Vierwaldstättersees vorherrschend und soll im folgenden kurz beschrieben werden.

Die Grösse dieser hübschen *Cyclotella* variirt zwischen den weiten Grenzen von 17 μ und 71 μ, d. h. der grösste beobachtete Schalendurchmesser beträgt 71 μ. Durch fortgesetzte Theilung kann dieser Durchmesser bis auf 17 μ hinunter gehen. So zeigten 100 beliebig gemessene Exemplare am 24. Octbr. 1900 folgende Resultate:

Anzahl μ:	17,	20,	24,	27,	30,	34,	37,	41,	44,	47,	51,	54,	58
Individuenzahl:	1,	2,	3,	9,	22,	19,	13,	12,	5,	5,	4,	4,	1

Zu dieser Zeit waren also die Exemplare mit 30—44 μ Durchmesser die häufigsten.

Die meisten Individuen sind mit einem Gallerthofe umgeben, welcher ca. den drei- bis vierfachen Durchmesser der Zelle aufweist. Das bequemste Mittel, diesen Gallerthof deutlich zu machen, ist eine wässerige Lösung von Gentianaviolett. Nur muss die Beobachtung während der Reaction vorgenommen werden, da die

Gallerte sich stark contrahirt und zusammenschrumpft. Auch bei Zusatz von Tuschflüssigkeit tritt der Gallerthof sehr hübsch hervor. Safraninlösung bringt eine schwache Gallertfärbung zu Stande. Sehr deutlich wird diese Gallerthülle, wenn man nach Behandlung von fixirtem *Cyclotella*-Material mit Grenacher's Hämatoxylinlösung Wasser zufügt. Gallerte ist bei Planktonalgen keine seltene Erscheinung. Sie dient als Verbindung der *Cyclotella socialis*-Familien, der *Tabellaria fenestrata*-Individuen, der *Botryococcus*-Zellen. Das total verschiedene Verhalten der genannten Arten gegenüber den obengenannten Tinctionsmitteln beweist, wie verschieden der chemische Charakter dieser Planktongallerten ist.

Die Schalenseite (Fig. 1, Taf. I) weist die schon oben erwähnten zwei Partien auf, das Centrum und den Rand. Die Centralpartie ist deutlich von dem Rande abgegrenzt und nimmt ungefähr die Hälfte des Durchmessers ein. Sie trägt in radiärer Anordnung Punktreihen von ziemlicher Deutlichkeit. Häufig ist das Centrum dieser punktirten Scheibe noch als kleines Feldchen durch Unregelmässigkeit der Punkte, oder Fehlen derselben differenzirt. Dieses Centrum stellt entweder eine buckelige Erhöhung oder eine tellerförmige Vertiefung dar. So unterscheidet man die drei Zellformen (Fig. 2, 3, 4, Taf. I)

a) beide Schalenseiten haben ein tellerförmiges Centrum,
b) „ „ „ „ buckelförmiges „
c) die eine Schale ist in der Mitte tellerförmig, die andere bucklig.

Die Randpartie der Schale ist nur wenig gewölbt und zeigt schon ohne Präparation feine radiäre Linien, deren Ende an der Peripherie der Centralpartie liegt. Diese radiären Strahlen werden besonders deutlich, wenn man die Zellen mit Schulze'schem Gemisch behandelt oder ausglüht. Als sehr geeignete Ausglühmethode habe ich folgende Behandlung gefunden: Man schneidet sich ein Glimmerblättchen von der Grösse eines Deckglases und bringt in die Mitte mit einer Pipette das *Cyclotella*-Material. Dieses wird über dem Bunsenbrenner sorgfältig ausgeglüht. Dann spaltet man von dem Glimmerblättchen mittelst einer feinen Nadel dasjenige dünne Blättchen ab, welches die skelettirten Diatomeen trägt, bringt einen Tropfen Alkohol oder Xylol darauf und legt es auf einen Tropfen Tolubalsam oder Canadabalsam. Das Glimmerblättchen dient also gleichzeitig als Deckglas für das Dauer-

präparat und gestattet eine Untersuchung mit den stärksten Objectiven. Leider stand mir nur eine deutliche Vergrösserung von 860 zur Verfügung, sodass ich nicht alle Einzelheiten genau verfolgen konnte. Dennoch darf ich mit Sicherheit behaupten, dass diese Radiärstrahlen leistenförmige Verdickungen der Schale darstellen, welche auf der Innenseite liegen. Bevor aber diese Verdickungsleisten die Umbiegungsstelle der Schale zum Gürtelband erreichen, tritt noch eine neue Membranverdickung auf, und zwar auf einer kurzen Strecke von ca. 1—2 μ schwellen die radiären Verdickungsleisten seitlich zu einem Knoten an. Dass diese Radiärleisten dreiseitige Leisten vorstellen, welche mit einer Fläche auf der Schalenmembran aufsitzen, schliesse ich daraus, weil bei langsamem Höher- und Tiefereinstellen des Tubus ein Radiärstrahl sich stets in zwei Strahlen auflöst und zwar von der Mitte nach der Peripherie fortschreitend. Ungefähr an der Umbiegungsstelle der Schale erstrecken sich noch 2—3 μ weit die einfachen Verdickungsleisten, und dann endigen alle in einer scharf abgeschnittenen Linie. Auch die sogen. „flammenden Punkte“ erscheinen in der Zahl von 3 bis 5. Sie werden erst sichtbar beim tiefen Einstellen des Tubus.

Wahrscheinlich sind die centralen Punktreihen nichts anderes als Poren, welche den Verkehr der Zelle mit der Aussenwelt erleichtern.

Jede Schale hat ein breites Gürtelband, mit welchem sie so innig verbunden ist, dass bei starkem Drucke die beiden Schalenbestandtheile nicht getrennt werden können. An der Uebergangsstelle der Schale zum Gürtelband ist die Membran etwas verdünnt, was sich auf der Gürtelseite als schwacher Streifen auszeichnet. Nach Behandlung mit Schulze'schem Gemisch dagegen springt das Gürtelband auch bei leisestem Drucke ab. Bei vielen Zellen machte es mir den Eindruck, dass das äussere Gürtelband etwas dicker sei als das innere. Da aber nach der Theilung das innere Gürtelband der einen Schale zum äusseren Gürtelband wird, so würde diese ein nachträgliches Dickenwachsthum aufweisen. Eine besondere Structur besitzen die Gürtelbänder nicht. Häufig machte ich die Beobachtung, dass die innere Schale an ihrer Peripherie beinahe den nämlichen Umfang hatte, wie das äussere Gürtelband, dass die innere Schale also an der Uebergangsstelle zum inneren Gürtelbande sich einwärts bog. Da aber bei der Zelltheilung die innere Schale zur äusseren wird, und da ich nirgends beobachtete,

dass die äussere Schale einen grösseren Umfang hatte, als das zugehörige Gürtelband, so hätte also in diesem Falle ein nachträgliches Flächenwachsthum des Gürtelbandes vorkommen müssen.

Die Verbindung der beiden Gürtelbänder findet nur durch die gegenseitige Adhäsion statt, welche namentlich in Folge des grossen Turgors noch gesteigert ist.

Das Protoplasma (Fig. 5, Taf. I) bildet einen ziemlich dicken Wandbeleg, in welchem die Chromatophoren eingelagert sind. In der Mitte des Zelllumens liegt der Zellkern von Protoplasma umgeben. Von diesem Kernplasma aus gehen dicke Plasmastränge an das wandständige Plasma. Der übrige Raum wird von Zellsaft eingenommen. Der Zellkern liegt also stets im Centrum des Zellraumes, hat eine länglich ovale Gestalt und kann die stattliche Grösse von 6—8 μ erreichen. In der lebenden Zelle ist er wegen den zahlreichen Chromatophoren und Fettkugeln schwer zu erkennen. Dagegen genügt folgende Tinctionsmethode, um eine deutliche Kernfärbung herbeizuführen. Ein Tropfen lebenden Planktonmaterials wird auf dem Objectträger durch Alkohol oder ein anderes Fixirmittel fixirt. Darauf setzt man einen Tropfen Grenacher's Hämatoxylin dazu und lässt dieses 5 bis 15 Minuten einwirken. Nun bedeckt man das Object mit dem Deckgläschen und zieht einen genügenden Strom von zugefügtem Brunnenwasser durch, wodurch die schöne Blaufärbung eintritt. Mit angesäuertem Alkohol lassen sich die Zellen so weit entfärben, dass nur noch der Zellkern gefärbt ist. Einzelheiten des Zellkernes, wie Kernkörperchen, Centrosomen etc. konnte ich nicht beobachten. Färbungen mit Gentianaviolett oder Safranin liessen ausser dem Zellkern noch andere gefärbte Körper erscheinen, welche vielleicht mit den sphäroidischen Körpern identisch sind.

Die Chromatophoren sind in grosser Zahl vertreten. Sie besitzen eine ovale Gestalt, eine grüngelbe Farbe und wenden die grössere Fläche der Membran zu. Ihre Vermehrung wird durch Quertheilung herbeigeführt. Pyrenoide waren nicht zu constatiren.

Im Protoplasma beobachtet man zu gewissen Jahreszeiten (I, 1901) starke Fettansammlungen in Form von glänzenden Tropfen.

Im Vierwaldstättersee fand ich diese *Cyclotella* nie zu Colonien vereinigt. Ich vermuthe, dass die *C. comta* var. *lemanensis*, welche Chodat in den Etudes de biologie lacustre, 1898,

p. 187, in Gallertverbänden darstellt, nicht zu der beschriebenen Form gehört.

Von dieser beschriebenen Gestalt weichen diejenigen Zellen ab, welche aus den Auxosporen entstanden sind. Sie werden später behandelt.

III. Vorkommen in den verschiedenen Seegebieten und zu verschiedenen Jahreszeiten.

Um die Frage über die horizontale Vertheilung des Phytoplankton zu studiren, wurde am 21. Febr. 1900, 23. Mai 1900, 25. Aug. 1900 und am 3. Decbr. 1900 mit dem kleinen Dampfer „Schwan" je eine Tagesexcursion in der ganzen Länge des Sees ausgeführt. Dieser Dampfer wurde von der Dampfschifffahrtsgesellschaft gratis zur Verfügung gestellt und war mit unseren sämmtlichen Apparaten zu physikalischen, chemischen und botanischen Untersuchungen ausgerüstet. Während dieser Excursionen wurden auch Wasserproben aus verschiedenen Tiefen gepumpt und filtrirt.



Figur 1. Uebersichtskarte des Vierwaldstättersees.

Bekanntlich ist der Vierwaldstättersee sehr verzweigt und lässt folgende Becken unterscheiden:

Urnerbecken . . .	22 km².	Grösste Tiefe	200 m.
Gersauerbecken . .	32 „	„ „	214 „
Weggiserbecken . .	24 „	„ „	151 „
Küssnacherbecken .	13 „	„ „	53 „
Luzernerbecken . .	10 „	„ „	im Trichter 112 m.
Hergiswilerbecken .	10 „	„ „	73 m.
Alpnacherbecken .	4,5 „	„ „	33 „

Mit dem oben erwähnten Dampfer wurden jedesmal die vier Stationen gemacht: Urner-, Gersauer-, Weggiserbecken und Trichter. Die Netzzüge ergaben an allen vier Fassungsstellen stets die nämliche *Cyclotella*-Form.

Es wurden auch quantitative Bestimmungen durch Zählung vorgenommen. Das Resultat derselben war, dass *Cyclotella* in den vorgenannten Seebezirken in verschiedenen Mengen auftrat. Während des Jahres 1902 wurden sodann die Becken von Alpnach, Küssnach, Luzern und Uri betreff ihrer Planktonten miteinander verglichen.

Datum des Fanges	Seebecken	Vorkommen der *Cyclotella*
31. December 1901	Alpnach	vereinzelt
2. Januar 1902	Luzern	häufig
13. Februar „	Küssnach	sehr häufig
19. „ „	Luzern	„
20. „ „	Alpnach	vereinzelt
22. März „	„	„
21. „ „	Küssnach	häufig
24. April „	Uri	„
23. „ „	Küssnach	„
19. Mai „	Luzern	nicht selten
15. „ „	Alpnach	ganz vereinzelt
3. Juli „	Uri	häufig
4. „ „	Küssnach	„
3. „ „	Alpnach	fehlend
18. August „	Uri	vereinzelt
21. „ „	Küssnach	„
20. „ „	Alpnach	„
10. November „	Luzern	„
5. „ „	Alpnach	„

Aus diesen Vergleichen ergiebt sich, dass im Urnersee, Küssnacher- und Luzernerbecken *Cyclotella* ungefähr die gleiche Ent-

wickelung erreichte, dass aber im Alpnachersee diese Diatomee eine sehr untergeordnete Rolle spielt und nie eine nennenswerthe Vegetation entfaltet.

Um über die verticale Verbreitung der Planktonten Aufschluss zu erhalten, wurden aus verschiedenen Tiefen Wasserproben gepumpt, filtrirt und die Organismen gezählt. Ich führe nur einige Proben an, welche trotz der vielen Mängel, die der Zählmethode anhaften, doch geeignet sind, einige Schlüsse zu ziehen.

1. Am 26. Aug. 1889 wurden am Meggenhorn (Tiefe 100 m) folgende Proben gepumpt:

Anzahl	0—4 m	4—8 m	8—12 m	12—16 m	16—20 m	20—30 m je 5 l
Cyclotellen:	1000	1000	13000	11600	12600	8350

Die einschlägigen Wassertemperaturen, mit dem Tiefseethermometer von Negretti & Zambra gemessen, waren:

Tiefe . . .	0 m	1 m	5 m	10 m	15 m	20 m	25 m	30 m
°C.	20,8	19,6	19,2	14,0	12,9	9,0	7,3	6,6

2. Proben am 22. Aug. 1900 in Kehrsiten gefasst:

Tiefe. . . .	0—3 m	4—7 m	8—11 m	12—20 m je 5 l	15 m 40 l	37 m 40 l	20 cm 40 l
Anz. Cyclot.	1000	4200	6160	10400	6820	2300	800

Die Temperaturen betrugen:

Tiefe .	0 m	2 m	5 m	8 m	10 m	15 m	20 m	25 m	30 m	37 m
°C. . .	20,4	18,5	17,8	14,8	13,6	11,8	9,4	7,2	6,4	6,0

Am 16. August wurden auch bei Kehrsiten folgende Proben gefasst:

Tiefe	4 m	8 m	10 m	12 m	14 m	16 m	18 m	20 m je 20 l
Anzahl Cyclot.	600	6200	8000	11600	4400	4800	3000	2600

Temperaturen am 17. August:

Tiefe .	0 m	2 m	4 m	6 m	8 m	10 m	12 m	14 m	16 m	20 m
°C. . .	19	17,8	17,6	14,3	13,4	12,7	12	11,5	11,8 (?)	10,0

Aus diesen Beobachtungen geht hervor:

a) In den Oberflächenschichten mit den hohen Temperaturen ist in den Sommermonaten *Cyclotella* spärlich vertreten.

b) Der Hauptwohnbezirk liegt zu dieser Zeit zwischen 8 und 20 m.

c) Unterhalb 30 m sind Cyclotellen spärlich vorhanden. Die Durchsichtigkeit des Wassers betrug am 26. Aug. 1899 9 m, am 17. Aug. 1900 9,8 m. Sie wurde mit der Secchi'schen Scheibe gemessen.

3. Am 23. Novbr. 1899 wurden am Meggenhorn folgende Proben gepumpt:

Tiefe	0 m	2 m	5 m	10 m	15 m	20 m	30 m	72 m je 10 l
Anzahl Cyclot.	1296	5712	3600	5500	2000	1400	400	60

Die Temperaturen waren:

Tiefe	0 m	2 m	5 m	10 m	15 m	20 m	30 m	80 m
°C.	9,5	9,4	9,4	9,4	9,2	9,2	8,8	5,2

4. Pumpproben vom 3. Decbr. 1900 bei Weggis:

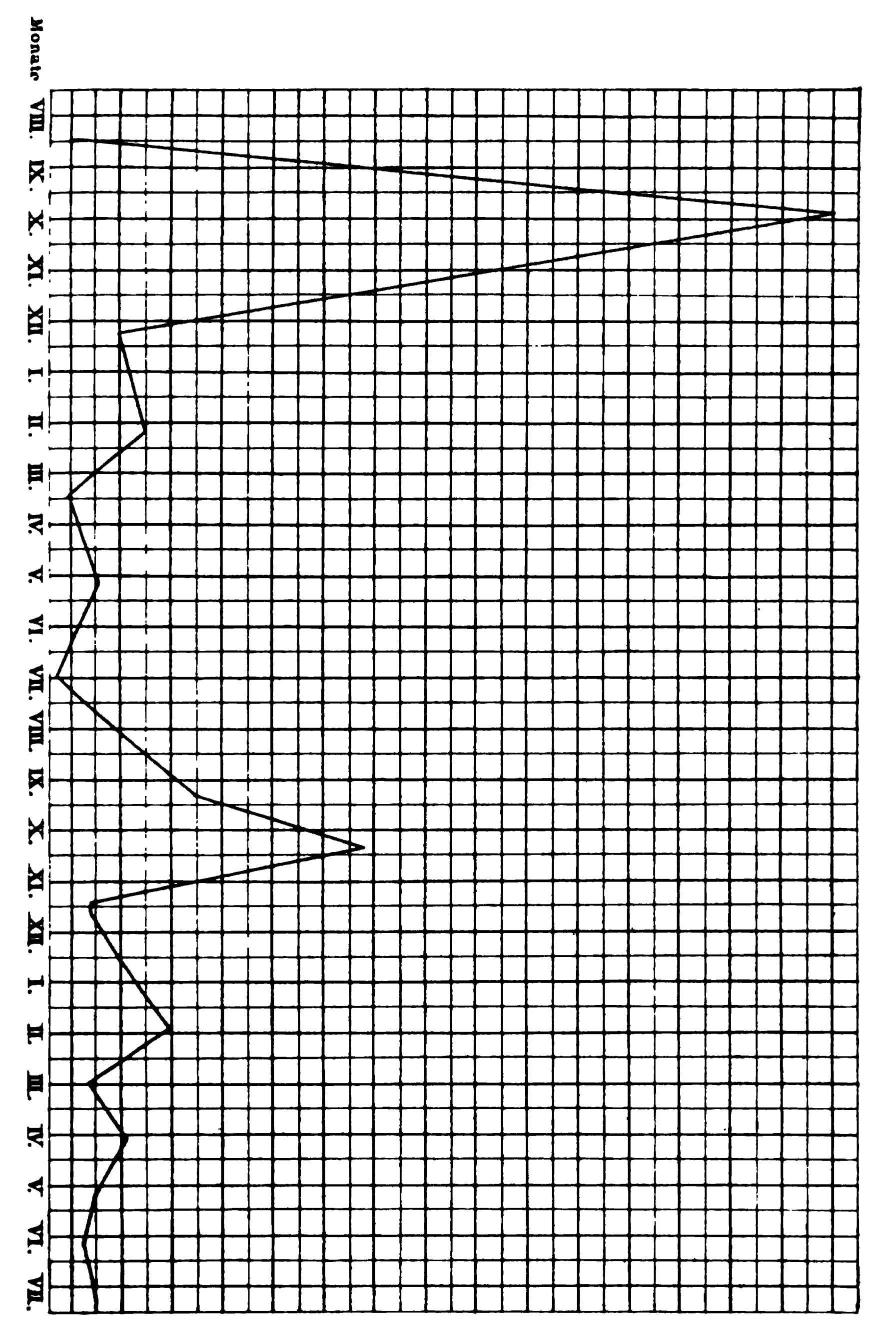
Tiefe	0 m	1 m	15 m	72 m je 20 l
Anzahl Cyclot.	12000	7200	4800	0

Die Temperaturen betrugen:

Tiefe	0 m	2 m	10 m	20 m	80 m
°C.	8,8	8,3	8,3	8,25	5,2

Daraus ziehe ich den Schluss, dass gegen den Winter hin, wo eine Abkühlung der oberen Wasserschichten stattfindet, die Cyclotellen auch in den obersten Wasserschichten häufig sind.

Sehr interessirt hat mich die Frage, ob in grösseren Tiefen, wo keine bedeutende Lichtintensität mehr vorkommt, auch noch lebende Cyclotellen gefunden werden. Kirchner (96) constatirte im Bodensee Cyclotellen bis in Tiefen von 56 m und stellt in Abrede, dass diese von einem Diatomeenregen herstammen. Die mit Formalin conservirten Planktonproben vom 23. Novbr. 1899 aus 70 m, 13. April 1900 aus 70 m, 25. Aug. 1900 aus 80 m weisen Cyclotellen auf. Am 20. März 1902 wurden aus einer Tiefe von 100 m 50 l Wasser gepumpt, filtrirt und sofort mikroskopisch untersucht. Diese Probe enthielt ziemlich viele lebende Cyclotellen. Eine zweite Pumpprobe aus 120 m Tiefe, am 24. April 1902 bei Brunnen gefasst und sofort im lebenden Zustande untersucht, ergab das nämliche positive Resultat. Zahlreiche lebende Kruster fanden sich in der Probe. Nach kurzer Zeit starben sie aber. Die Cyclotellen waren normal gebaut und lebend. Diese Probe wurde zur weiteren Beobachtung in das Laboratorium gestellt. Doch schon am folgenden Tage waren die Cyclotellen abgestorben. Ob diese Cyclotellen aus 120 m Tiefe von den oberen Schichten durch Niederfallen herstammen, das will ich nicht beantworten. Nach meiner Ansicht sind weder die Kruster noch die Cyclotellen dieser Tiefe als verirrte Gäste anzusehen. Die Tiefe von 120 m beherbergt lebende Cyclotellen und ist also keine organismenleere, keine todte Zone.



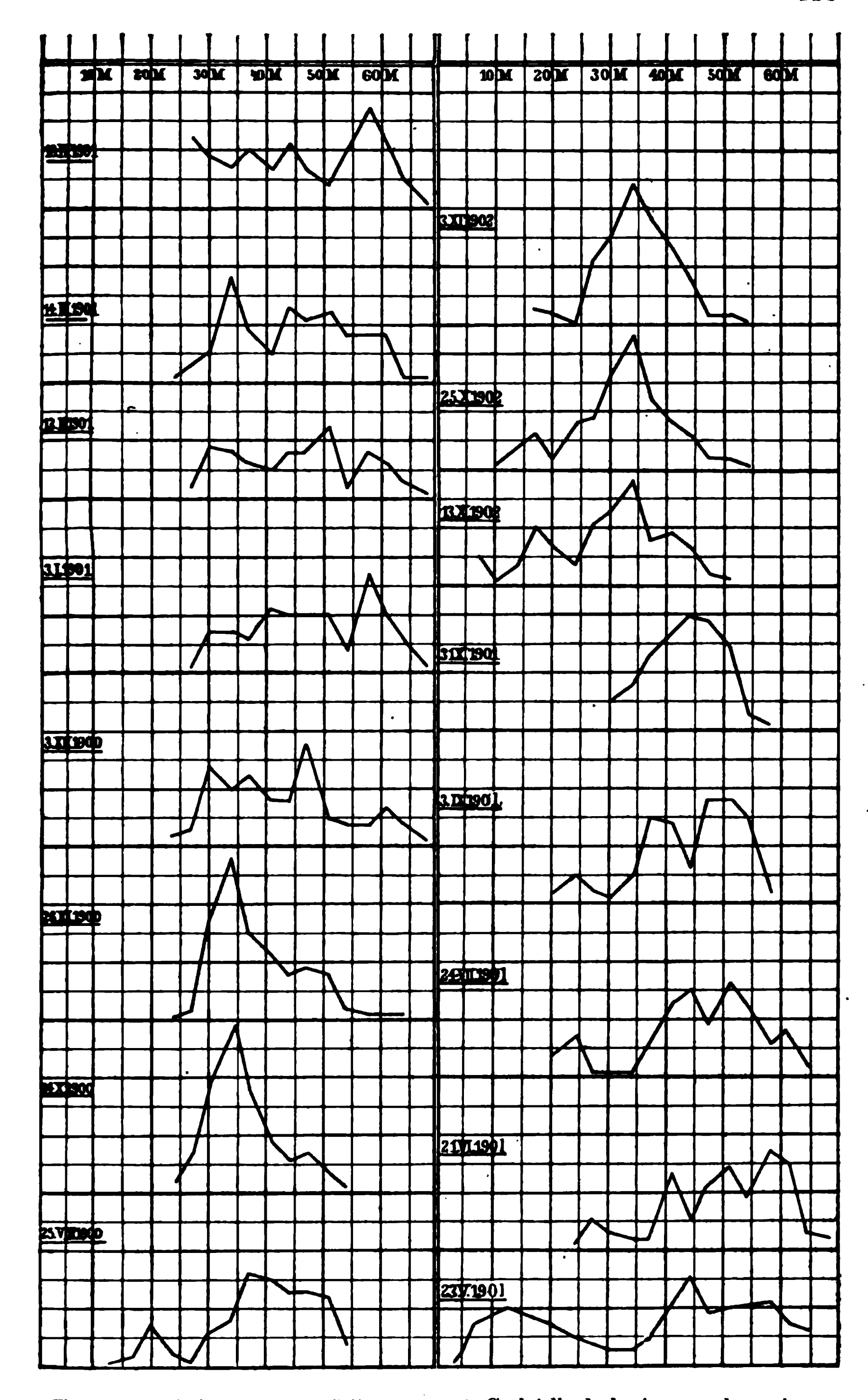
Figur 2. Quantitätscurve für die Zeit vom August 1899 bis Juli 1901. 0,75 mm vertic. Höhe = 1000 Individuen des Verticalnetzzuges.

Was das Vorkommen der Cyclotellen während der verschiedenen Jahreszeiten anbetrifft, so muss hervorgehoben werden, dass sie das ganze Jahr im Plankton zu finden sind.

Ich könnte nicht behaupten, dass die Zählresultate ganz zuverlässig seien, aber dennoch lehrt uns die Jahrescurve (Textfig. 2) der quantitativen Bestimmungen deutlich, dass das Maximum der Cyclotellenentwickelung auf den Monat October und November fällt. Das Minimum liegt in den Sommermonaten Juni und Juli.

Daneben giebt es noch ein zweites, kleineres Frühjahrsmaximum, das in der Curve sogar als doppeltes (Februar und Mai 1900, Februar und April 1901) zum Ausdrucke gebracht wird. Wie dieses Maximum mit der Auxosporenbildung in Beziehung steht, darüber werde ich weiter unten zu sprechen kommen. Meine Resultate stimmen im allgemeinen mit denjenigen überein, welche Amberg (00) über *Melosira* im Katzensee gefunden hat. Wie sehr die verschiedenen Jahre von einander abweichen, das lehrt uns auch die Curve, besonders die Monate August und September 1901. Neben diesen quantitativen Studien interessirt es uns ganz besonders, die Grössenverhältnisse der *Cyclotella* in den verschiedenen Monaten des Jahres festzustellen. Zu dem Zwecke folgte ich den Angaben Schröter's und Vogler's (02) über *Fragilaria crotonensis*. Aus den zu untersuchenden Planktonproben wurden je 100 Individuen, wie sie zufällig beim Vorbeischieben des Objectträgers unter dem Objective im Gesichtsfelde erschienen, gemessen. Die Anzahl der Mikrone wurden auf der horizontalen Achse und die Anzahl der Individuen mit dem nämlichen Durchmesser wurden vertical abgetragen. Daraus entsteht eine Curve, die man als Variationscurve bezeichnet hat. Durchgehen wir die Resultate der einzelnen Monate, welche in der p. 120 folgenden Tabelle zusammengestellt und deren Curven als Textfig. 3 zur Anschauung gebracht sind.

Im August 1900 sind bei noch geringer Entwickelung die meisten Cyclotellen von einem Durchmesser von 37—51 μ, also von mittlerer Grösse. Nun beginnt eine rege Zelltheilung. Daher zeigen die Monate October und November eine einfache Curve, deren Gipfel zwischen 30 und 40 μ liegt. Im December, lie Zahl der Cyclotellen im Plankton wieder sehr abgenommen st die Curve sehr unregelmässig. Der Gipfelpunkt derselben zwischen 40 und 50 μ. Ihr rechter Ast greift bis in die 68 μ



Figur 3. Variationscurve der Zellengrösse bei *Cyclotella bodanica* var. *lemanica* O. Müller für die einzelnen Monate des Jahres. 0,66 mm vertic. Höhe = 1 % der Individuen.

	13 μ	17 μ	20 μ	24 μ	27 μ	30 μ	34 μ	37 μ	41 μ	44 μ	47 μ	51 μ	54 μ	58 μ	61 μ	64 μ	68 μ
25. Aug. 1900	1	2	7	2	1	6	8	**16**	**15**	13	13	12	4	—	—	—	—
24. Oct. „	—	—	—	2	7	**19**	**30**	**18**	9	6	7	3	1	—	—	—	—
26. Nov. „	—	—	—	1	2	**17**	**28**	**15**	11	8	9	8	2	1	1	1	—
3. Dec. „	—	—	—	2	3	**14**	10	12	8	8	**18**	5	4	4	7	4	1
3. Jan. 1901	—	—	—	—	1	7	7	6	11	10	10	10	4	**17**	10	—	1
13. Febr. „	—	—	—	—	2	9	8	6	5	8	8	**12**	2	8	6	3	1
14. März „	—	—	—	1	—	5	18	9	5	**13**	11	12	8	8	8	1	1
19. April „	—	—	—	—	12	9	7	10	7	11	7	4	10	**17**	—	5	1
23. Mai „	10	—	7	5	4	3	3	5	—	**15**	9	10	—	11	7	6	—
21. Juni „	—	—	—	1	5	3	2	2	13	5	11	14	9	**17**	15	3	2
24. Juli „	—	—	4	6	1	—	1	6	13	**15**	9	16	12	6	8	2	—
3. Sept. „	—	—	2	5	2	1	5	15	14	6	18	**18**	15	2	—	—	—
31. Oct. „	—	—	—	—	—	5	8	13	17	**20**	19	14	3	1	—	—	—
13. Oct. 1902	4	10	7	4	11	13	18	8	9	7	2	1	—	—	—	—	—
25. Oct. „	4	6	2	8	9	16	23	12	8	6	2	2	1	—	—	—	—
3. Nov. „	—	3	2	1	11	15	24	18	13	8	2	2	1	—	—	—	—

hinüber und zeigt sogar bei 61 μ einen secundären Gipfel. Diese Curve wäre nun geeignet, unter den Cyclotellen des Monates December drei verschiedene Varietäten zu wittern: eine grosse, eine mittlere und eine kleinere. Der secundäre Gipfelpunkt des linken Curvenastes rührt in der That häufig von einer zweiten *Cyclotella*-Art her, nämlich von *C. socialis*, deren höchster Durchmesser 34 μ beträgt. Ein solcher Gipfelpunkt, von *C. socialis* herrührend, ist in den Curven vom Aug. 1900, März, April, Mai, Juni, Juli, Sept. 1901 zu beobachten. Der Gipfelpunkt zwischen 40 und 50 μ gehört der *C. bodanica* var. *lemanica* an, und der dritte Gipfelpunkt der Decembercurve bei 61 μ bezeichnet nicht eine [redacted]



maximum kommt dadurch zu Stande, dass die Zellen, welche aus Auxosporen entstanden sind, in Theilung übergehen.

Die Curven vom 13. Oct., 25. Oct. und 3. Nov. 1902 zeigen den ähnlichen Charakter wie die analogen des Jahres 1900, während die Planktonprobe vom 31. Oct. 1901 nicht nur in die Quantitäts-, sondern auch in die Variationscurve Unregelmässigkeiten gebracht hat. Aus der Curve vom 13. Oct. 1902 können zwei kleinere Varietäten an den Gipfeln bei 7 und 17 μ herausgelesen werden. Wiederum liegt der Hauptgipfel zwischen 30 und 40 μ.

IV. Fortpflanzung.

a) Die Zelltheilung (Fig. 6, 7, 8, Taf. I).

Die Fortpflanzung der *Cyclotella* durch Zelltheilung kann das ganze Jahr beobachtet werden. Aber dennoch giebt es eine Zeit, wo dieselbe mit besonderer Intensität stattfindet und eine starke Vermehrung des *Cyclotella*-Bestandes bewirkt; es ist dies namentlich der Monat October.

Die Zelltheilung wird stets eingeleitet durch eine Kerntheilung. Diese Kerntheilung spielt sich ab, ohne dass die Zelle ihre äussere Form verändert. Die Theilungsebene des Kernes geht parallel der Schalenseite. Leider konnte ich trotz der beträchtlichen Grösse des Kernes die karyokinetischen Figuren nicht beobachten. Sobald die Kerntheilung Thatsache geworden ist, scheidet sich das Plasma in zwei Partien, und zwar beginnt die Plasmatheilung von der Peripherie aus und schreitet nach dem Centrum hin fort. An der Peripherie, also an den Gürtelbändern, weichen die getrennten Plasmamassen weit auseinander (Fig. 6), aber immer sind die beiden Schalen noch in der ursprünglichen Weise verbunden. Nun erzeugt jede Protoplasmamasse an ihrer Theilungsfläche eine neue Membran, eine neue Schale und zwar so, dass die eine im Centrum gebuckelt, die andere tellerförmig ausgehöhlt ist (Fig. 7). Zuletzt entstehen die Gürtelbänder dieser neuen Schalen. Der Turgor jeder neuen Zelle wird den Werth erreichen, wie er vorher in der Mutterzelle existirte. Die beiden ineinander geschachtelten Gürtelbänder der Mutterzelle stehen also unter doppeltem Turgordrucke, dem sie nicht Stand zu halten vermögen. Sie werden auseinander getrieben, und auch die jungen

Schalen werden nach auswärts gedrängt, in welchem Momente eben das innere neue Gürtelband entsteht. Die beiden neuen Zellen trennen sich dann von einander los. Schon p. 111 habe ich darauf aufmerksam gemacht, dass es nicht ausgeschlossen sei, dass bei diesem Theilungsprocess ein minimes Wachsthum der Gürtelbänder möglich sei. Ob nun die eine der Tochterzellen um die doppelte Dicke des Gürtelbandes kleiner sei oder ob der Grössenunterschied nicht so beträchtlich sei, wie Miquel (93) annimmt, das will ich nicht entscheiden. Die Hauptsache ist die, dass der eine Theil der Tochterzellen kleiner geworden ist. Die Curven der Monate August, October und November 1900 sind Beweis genug, dass die zahlreichen kleineren Zellen (34 μ) Abkömmlinge der grösseren Zellen sind. Auch die Curven vom 13. Oct. und 25. Oct. 1902 zeigen eine Vergrösserung des Gipfelpunktes bei 34 μ auf Kosten der grösseren Exemplare. Das Gipfelchen von 41 μ ist am 25. Oct. 1902 verschwunden, dafür der Hauptgipfel um 5 mm gestiegen.

Es würde nun interessiren, das Gesetz der Zelltheilungsfolge aufzufinden. Zweifellos sichere Resultate könnten aber nur künstliche Kulturen geben.

Die zwei Theorien über die Zelltheilungsfolge sind:

1. Die Zelltheilung nach dem Newton'schen Binomialtheorem (Pfitzer 82), welches besagt, dass jede Tochterzelle nach der Theilung im Stande sei, sich sofort wieder zu theilen. Nach diesem Gesetze würde z. B. nach der 12. Theilung eine Zelle A sich vermehrt haben zu:

A + 12 B + 66 C + 220 D + 495 E + 792 F + 924 G + 792 H + 495 J + 220 K + 66 L + 12 M + N (Miquel p. 536).

2. Das Müller'sche Gesetz. Für *Melosira arenaria* spricht O. Müller (84) den Satz aus: „Die grössere Tochterzelle der nten theilt sich in der folgenden Theilungsperiode, der n + 1ten, die kleinere Tochterzelle dagegen regelmässig erst in der zweitfolgenden, n + 2ten Theilungsperiode." Nach 12maliger Theilung wären also aus der Zelle A entstanden:

1 A + 11 B + 46 C + 87 D + 71 E + 21 F + 1 G.

Nach diesem Gesetze würden nach 12maliger Theilung viel weniger Zellen entstehen, als nach der ersten Theilungsart, und andererseits würde die rapide Verkleinerung der Zelle stark verzögert. Wenn man bedenkt, dass die grossen Cyclotellen, welche

aus den Auxosporen entstanden sind, sich sofort theilen und dass dennoch die Verkleinerung der Zellen sehr langsam fortschreitet, so ist man berechtigt, auch bei *Cyclotella* dem Müller'schen Gesetze den Vorzug zu geben. Nur halte ich es für wahrscheinlich, dass dieser Theilungsprocess nicht taktmässig nach den Regeln dieses genannten Satzes sich abspielt, sondern bei den einen Zellen durch individuelle Eigenschaften oder äussere Umstände verzögert, bei den anderen beschleunigt werden kann. Die Intensität der Zelltheilung ist nicht das ganze Jahr die gleiche; sie erreicht das Maximum im October, nachdem sie während der Sommermonate kaum genügt hatte, um im Kampfe ums Dasein eine geringe Vegetation zu ermöglichen. Im October überflügelt diese Zelltheilungsintensität die feindlichen Verhältnisse um ein beträchtliches; das Volk der Cyclotellen mehrt sich rapid; die Zellen werden kleiner und nun folgt

b) die Auxosporenbildung[1]) (Fig. 10—23, Taf. I).

Eine neuere Arbeit über die Auxosporenbildung der Diatomeen ist in der Abhandlung: „G. Karsten, Die Diatomeen der Kieler Bucht“ enthalten. Karsten stellt darin folgende Typen der Auxosporenbildung auf:

1. Aus einer Mutterzelle entstehen zwei Auxosporen.
2. Aus zwei Mutterzellen entstehen vier Tochterzellen, welche paarweise zu zwei Auxosporen copuliren.
3. Zwei Mutterzellen copuliren zu einer Auxospore.
4. Aus einer Mutterzelle entsteht durch einen unterdrückten Theilungsvorgang eine Auxospore.

Die Auxosporenbildung der Gattung *Cyclotella* findet nach dem vierten Typus statt. Karsten weist schon darauf hin, dass die meisten Planktondiatomeen nach diesem Typus die Auxosporen bilden und führt die Beobachtungen an von *Nitzschia paradoxa* und *Melosira nummuloides*. Dabei kommt er zu der eigenartigen Auffassung, dass auch dieser Art der Auxosporenbildung eine unvollständige Zelltheilung zu Grunde liege.

---

1) Pfitzer (82) hat den Verjüngungsprocess der Diatomeen als Auxosporenbildung bezeichnet, weil dabei eine Volumenvergrösserung (αυξάνειν = wachsen) stattfindet. Er stellte drei Typen auf, deren dritter Typus als ungeschlechtlicher bezeichnet wurde und wozu die Auxosporenbildung der *Cyclotella* gerechnet wird.

Schütt (96) bezeichnet diese Form der Auxosporenbildung als ungeschlechtliche Auxosporenbildung. Diese hatte er studirt bei den Genera *Chaetoceras* und *Rhizosolenia.* Ueber die Gattung *Cyclotella* lag mir eine Zeichnung vor in Smith II, Taf. B, 47, und in Miquel (93), auf welche ich durch eine Arbeit Klebahn's (96) aufmerksam gemacht wurde. Die Zeichnungen, welche Smith gegeben hat, sind so unvollständig und undeutlich, dass sie keinen Aufschluss über die angestellten Beobachtungen geben. Keinen grösseren Werth besitzen die Zeichnungen, welche Miquel in seiner Arbeit (p. 549) publicirte. Da die Zeitschrift, worin Miquel seine Untersuchungen veröffentlicht, wenig verbreitet ist, führe ich den ganzen Passus wörtlich an, worin er den Vorgang der Auxosporenbildung bei *Cyclotella comta* darstellt. „Quand on sème des individus de *Cyclotella Comta*, d'un diamètre compris entre 10 et 14 μ, dans une macération convenablement nutritifiée, cette espèce ne tarde pas à prendre un développement considérable. D'abord elle donne un dépôt jaune léger muqueux, qui augment beaucoup et fonce de couleur en vieillissant. La hauteur de ce dépôt peut atteindre le 1/4 de la hauteur totale du liquide du vase de culture. En examinant à de faibles grossissements, après 40 ou 60 jours d'attente, ces frustules de Cyclotelles qui se sont multipliés par millions, on découvre parmi eux d'abord un grand nombre de microfrustules d'un diamètre très voisin de 10 et 12 μ, ensuite des mégafrustules pouvant atteindre 36, 38 et même 40 μ; et aussi, les formes intermédiaires comprises entre ces frustules de grandeur extrême.

En étudiant attentivement ces sortes de préparations, je n'ai jamais pu, jusqu'ici, y rencontrer des œufs; je veux dire des auxospores de Cyclotelles; mais on y distingue des microfrustules d'un diamètre égal à 13 μ, et même légèrement supérieur, qui s'allongent outre mesure en petits cylindres chargés d'un endochrome très granuleux de couleur foncée. Bientôt, le protoplasme du frustule augmentant de volume, les deux valves de cette petite Diatomée s'entr'ouvrent pour laisser passer une masse protoplasmique qui s'étale en disque, grossit et peut atteindre 40 μ de diamètre. Au fur et à mesure que le protoplasme grossit, il quitte lentement l'intérieur des valves du Cyclotelle dont les frustules restent attachés à cette masse dans une direction angulaire, et qu'on retrouve soudés aux mégafrustules, même après maturation de ces derniers. La membrane extérieure du mégafrustule se silicifie très

rapidement; bien souvent ce premier frustule qui rétablit la taille est irregulièrement circulaire, mais au bout, de quelques divisions les lois de la symétrie sont observées, et les valves deviennent rigoureusement circulaires.

Dans le cas du *Cyclotella Comta*, nous nous trouvons en présence d'un rétablissement de forme s'éffectuant très simplement et tout à fait analogue à celui qu'on observe chez le *Melosira nummuloïdes*.

Miquel's Darstellung ist also nicht nur sehr knapp, sondern vielfach ungenau. Und doch wären die künstlichen Kulturen die einzigen Mittel, um das Studium dieser interessanten Erscheinung erfolgreich durchzuführen. Wenn die obengenannten Kulturen so üppig waren, warum wurden die Auxosporen nicht ausführlicher behandelt?

Schon im Jahre 1897 bemerkte ich im Plankton des Vierwaldstättersees unter den normalen *Cyclotella*-Zellen solche, deren Schalenseiten kugelig aufgetrieben waren. Die Erscheinungen wiederholten sich jedes Jahr regelmässig in den Monaten December und Januar, wo sie sehr häufig auftraten. Erst durch die regelmässigen Monatsfänge von 1901 liess sich die Zeit feststellen, wo die ersten sphärisch gestalteten Cyclotellen zu finden waren. Die Herbst- und Wintermonate des Jahres 1902 wurden nun darauf verwendet, die Entstehung dieser kugeligen Cyclotellen lückenlos zu studiren. Die Planktonprobe vom 25. Oct. 1902 zeigte eine mittelmässige *Cyclotella*-Vegetation. Die Hauptmasse derselben bestand aus Zellen von 30—40 μ Durchmesser. Alle Zellen waren normal gebaut, und auch die grösseren Exemplare mit mehr als 50 μ Durchmesser besassen die normale, auf p. 110 beschriebene Schalenausbildung. Die Zellen zeigten eine rege Zelltheilung. Am 3. November constatirte ich die erste Auxosporenbildung. Von nun an wurden jede Woche Netzzüge gemacht. Die Zelltheilung wurde immer lebhafter, die Vegetation immer üppiger. Schon am 18. Nov. beobachtete ich in den Planktonproben zahlreiche einzelne leere Schalen von 30 und 34 μ, welche offenbar von Auxosporen herrührten. Den Vorgang dieses ersten Stadiums der Auxosporenbildung konnte ich erst beobachten, als ich anfing, die Netzzüge am Morgen auszuführen. Die Auxosporenbildung findet also bei Nacht statt.

Zu mehreren Malen konnte ich die Auxosporenbildung in ihrem ersten Stadium verfolgen. Die Zelle, welche sich zur Auxo-

sporenentwickelung anschickt, muss eine bestimmte untere Grössengrenze überschritten haben. Dieselbe liegt bei ca. 34 μ Durchmesser. Obschon z. B. die Individuen mit 40 μ Durchmesser ebenso zahlreich waren als diejenigen mit 30 μ, so waren dennoch sehr wenig leere Schalen mit 40 μ Durchmesser zu finden, während es sehr viele von 30—34 μ gab. Daraus schliesse ich, dass die Zellen von 40 μ Durchmesser zur Auxosporenbildung nicht geeignet sind. Die Zellen, welche zur Auxosporenbildung schritten, zeichnen sich durch einen ungemein dichten Inhalt aus. Die zahlreichen schmutzig gelben Chromatophoren verhindern einen Einblick in die lebende Zelle. Der Gallerthof, welcher sonst die normalen Zellen stets umgiebt, hat bedeutend abgenommen. In einzelnen Fällen ist er gar nicht, in anderen nur schwer zu constatiren. Mit dem Kleinerwerden der Zellen Hand in Hand ging eine Steigerung der Turgorkraft. Dieselbe wurde zu 2½% KNO_3-Lösung bestimmt, welche nach Pfeffer (97) = 8,75 Atmosphären ausmacht, ein Druck, wie er in der Pflanzenwelt nicht als bedeutend bezeichnet werden muss. Bei den kleineren Zellen ist dieser Turgor etwas grösser. Dieser Turgor ist es nun, welcher die beiden Schalen auseinander treibt (Fig. 14, Taf. I). Die Verbindung der Schalen muss offenbar einem bestimmten Turgor angepasst sein. Wird dieser Druck gesteigert, so können die Schalen keinen Widerstand mehr leisten; sie müssen auseinander weichen. Wie die Schalen nun auseinander gehen, nimmt das Protoplasma immer mehr Wasser auf. Während bei dem Ausgangsstadium die Zelle nur kleine Zellsaftvacuolen aufwies, so begannen letztere jetzt energisch sich zu vergrössern. Wie die beiden Schalen mit ihren Gürtelbändern sich getrennt haben, so wächst an dieser Trennungsstelle schon das Protoplasma wulstartig heraus (Fig. 12, Taf. I). Von den beiden Schalenseiten zieht es sich nun zurück, da es bei den gelösten Schalen nur noch von der Hautschicht zu einer Kugel zusammengehalten wird. Die Zellsaftblasen werden immer grösser und endlich ist das Protoplasma als eine Kugel von ca. 44 μ frei. Die Schalen sind abgeworfen (Fig. 13, Taf. I). Dieser Vorgang spielt sich aber nicht immer so langsam ab. Ich habe auch ein plötzliches Freiwerden des Protoplasmas beobachtet. Der Umstand, dass in den Planktonproben diese ersten Stadien in so geringer Zahl zu finden sind, lässt darauf schliessen, dass die plötzliche Sprengung der Schale die Regel ist. Einem solchen ersten Stadium fügte ich einen Tropfen KNO_3 zu, welcher also die Wasseraufnahme

der Zelle verhinderte. Die ausgetretene Plasmamasse contrahirte sich wieder und die beiden Schalen verbanden sich wieder normaler Weise miteinander. Erst als die KNO_3-Lösung wieder durch Wasser ersetzt wurde, nahm die Auxosporenbildung ihren regelmässigen Fortgang. Das Auseinanderweichen der Schalen findet nun nicht immer ganz genau in der Richtung der Pervalvarachse statt. Oft überwiegt eine Druckrichtung, und dann werden die Schalen in einem Winkel abgesprengt. Diese Erscheinung, schon von Miquel beobachtet, ist meines Erachtens keine solche Merkwürdigkeit, welche einer besonderen Hervorhebung bedarf.

Wie nun das Protoplasma frei ist, da scheidet es eine durchsichtige Membran ab, welche als Perizonium bezeichnet wird. Kupferoxydammoniak löst das Perizonium nicht auf. Chlorzinkjod färbt das Perizonium nicht violett. Auch mit Jodjodkali und Schwefelsäure war keine Cellulosereaction wahrzunehmen. Beim Ausglühen blieb diese Membran sehr widerstandsfähig, in den meisten Fällen sogar vollständig erhalten. Sehr charakteristisch ist es, dass Gentianaviolett und die früher angeführte Färbung mit Grenacher's Hämatoxylin das Perizonium intensiv färben. Sein chemischer Charakter ergiebt also eine an Pektinstoffen reiche, Kieselsäure haltige Membran. Karsten bezeichnet das Perizonium als eine mit Kieselsäure durchsetzte Cellulosemembran. Eine weitere wichtige Eigenschaft dieser Membran ist ihre ausserordentliche Dehnbarkeit und Elasticität. Schon vom Perizonium umgeben wächst nämlich die Auxospore immer noch weiter, bis sie einen Durchmesser von ca. 60—70 μ erreicht hat. Diese Volumenvermehrung der Zelle besteht namentlich in der Vergrösserung des Zellsaftes, während das Protoplasma quantitativ nicht zunimmt. Dadurch wird die Auxospore mit zunehmender Grösse immer durchsichtiger. Die Chromatophoren liegen alle mit ihren Breitseiten gegen das Perizonium gewendet im peripheren Plasma, von welchem ganz schmale Protoplasmastränge gegen das Kernplasma ziehen. In diesen inneren Plasmaströmungen trifft man nur wenige Chromatophoren (Fig. 15, 16, Taf. I). Behandelt man solche kugelige Auxosporen mit wasserentziehenden Lösungen, so kann man vor allem eine starke Contraction des Perizoniums wahrnehmen. So contrahirte sich eine Auxospore von 44 μ Durchmesser auf einen Durchmesser von 37 μ, ohne dass die Kugelform sich verändert oder dass das Protoplasma sich von der Wand losgelöst hätte. Besass dagegen die Auxospore eine beträchtlichere

Grösse, so contrahirte sich im ersten Augenblicke nach der Einwirkung der plasmolysirenden Flüssigkeit die gesammte Kugel bis zu einer bestimmten Grösse, dann zog sich das Protoplasma vom Perizonium zurück. Letzteres verlor dann die kugelige Gestalt, nahm eine unförmige, oft buckelige oder wellenförmige Contur an (Fig. 17, 20, Taf. I). Dass in der That das Wachsthum des Perizoniums vielmehr in einer starken Dehnung als in einem fortgesetzten Flächenwachsthum besteht, das beweist auch der Umstand, dass die jungen Auxosporen ein viel dickeres Perizonium besitzen als die grösseren Auxosporen. In diesem Stadium der Auxosporenbildung ist die *Cyclotella* am widerstandslosesten. Schon nach viertägigem Aufenthalte in den Kulturgefässen des Laboratoriums waren die Auxosporen abgestorben, während die übrigen *Cyclotella*-Zellen noch lebten. Auch beobachtete ich bei der mikroskopischen Durchsicht, welche sofort nach dem Netzzuge ausgeführt wurde, dass viele Auxosporen schon zusammengeschrumpft und dem Absterben nahe waren. Viele dieser Auxosporen werden wohl auch eine Beute der Planktonthiere. Und so ist es begreiflich, warum gerade mit dem Beginne der Auxosporenbildung die Quantitätscurve abzusinken beginnt.

Während dem Wachsthum der Auxospore tritt eine Umlagerung des Kernplasmas ein. Wie bei den *Cyclotella*-Zellen so ist der Zellkern auch bei den jüngsten Stadien der Auxosporen noch central gelegen. Nun wandert der Zellkern mit dem ihn umgebenden Protoplasma an eine Wand des Perizoniums. Und auf diese Bewegung hin beginnt das Protoplasma unter dem Perizonium eine kugelige Kieselschale auszubilden. Das ist nun die erste definitive *Cyclotella*-Schale (Fig. 18, Taf. I). Dieselbe unterscheidet sich von der normalen Schale dadurch, dass sie vollständig kugelig ist. Ihre erste Beobachtung macht man an den feinen radiären Strahlen, welche die Peripherie der neuen Schale bezeichnen, zuerst als äusserst feine Linie und allmählich in immer festeren Conturen auftreten. Die peripheren Verdickungen dieser Radiärstrahlen werden bald sichtbar, wenn sie auch den robusten Charakter der normalen Schalen nie erreichen. Erst nachträglich entstehen dann die centralen Punktreihen, in welchen man ein kleines, centrales, kreisförmiges Feldchen mit unregelmässig zerstreuten Punkten unterscheiden kann. Die Erstlingsschale unterscheidet sich von der normalen Schale also durch die kugelige Gestalt und die feinere Linienzeichnung. Nach der Ausbildung

dieser Schale sieht man dann eine feine Linie die Anlage des zugehörigen Gürtelbandes andeuten (Fig. 18, Taf. I). Und in der That kann dasselbe durch wasserentziehende Lösungen leicht nachgewiesen werden. Dabei kann sich selbstverständlich die gebildete Schale nicht mehr contrahiren. Das Perizonium der anderen Seite dagegen zieht sich oft so stark zusammen, dass es eine flach gespannte Abschlussmembran der Erstlingsschale darstellt, oder es bildet am Rande der Schale eine Einbuchtung mit centralem Buckel (Fig. 19, Taf. I). So findet man, häufig in conservirtem Material, wo natürlich alle Auxosporen entwässert und daher contrahirt sind, komische Gestalten, die man anfänglich gar nicht erklären kann. Nach der fertigen Ausbildung der einen Schale und des zugehörigen Gürtelbandes wandert der Zellkern mit dem umgebenden Plasma an die entgegengesetzte Seite und veranlasst die Ausbildung der zweiten Schale mit dem Gürtelbande (Fig. 22, 23, Taf. I). Dem Perizonium liegen nicht nur die Schalen, sondern auch die Gürtelbänder eng an. Letztere sind überhaupt bei diesen Erstlingsschalen sehr schwer zu unterscheiden und oft ausserordentlich schmal. Wenn die beiden Schalen fertig gebildet sind, so können dieselben durch Contraction des Perizoniums so ineinander gepresst werden, dass die beiden Schalenseiten mit ihrem radiären Strahlenkranze sich beinahe berühren, die Zelle also den Eindruck macht, als ob sie gar keine Gürtelbänder besässe.

Sind die beiden Erstlingsschalen fertig gebildet, dann nimmt der Zellkern wieder die centrale Lage in der Zelle ein. Es reisst auch das Perizonium parallel mit der Begrenzung der Gürtelbänder, indem es vergallertet. Karsten sagt darüber: „Bei den unbeweglichen Zellen der *Centricae*, der Fragilarien und Tabellarien kann es sich nur um eine gewaltsame Sprengung des Perizoniums durch die heranwachsenden, darin ausgebildeten Diatomeenzellen handeln.“ Es wäre sehr wohl möglich, dass überhaupt der Gallerthof der *Cyclotella* nichts anderes wäre, als das in Gallerte umgewandelte Perizonium.

Seit der Ausbildung der Erstlingsschalen haben die Chromatophoren durch Quertheilung sich sehr stark vermehrt. Auch das Protoplasma hat zugenommen. Und so ist der Zellleib befähigt, sich wieder durch Zelltheilung zu vermehren. Nach der Fertigbildung der Auxosporenschalen tritt sofort die Zelltheilung ein. Die neuen Schalen werden wieder nach dem normalen Typus gebaut (Fig. 11, 10, Taf. I). Bis Ende Juli trifft man unter den Cyclo-

tellen noch Individuen, deren eine Schale die sphärische Erstlingsschale ist. Ende August sind keine Individuen mehr mit solchen kugeligen Schalen zu finden. Es beträgt also die Lebensdauer dieser Zellen, welche aus der Auxospore hervorgegangen sind, nicht mehr als 10 Monate.

Ich versuchte auch die Frage zu lösen, welche Karsten bejaht hat, ob wohl der Auxosporenbildung eine unvollständige Zelltheilung zu Grunde liege.

Es ist mir nicht gelungen, bei ganz jungen Auxosporen eine Kerntheilung nachzuweisen. Dagegen konnte ich in zwei Fällen bei ganz jungen Auxosporen eine starke Verbreiterung des Zellkernes constatiren, sodass man annehmen könnte, es gehe der Auxosporenbildung eine unvollständige Kerntheilung voraus. Das kann man aber auch so auffassen, dass in den Cyclus von Zelltheilungen, in welchem die Zelle zu dieser Zeit sich befindet, die Auxosporenbildung störend eingreift. In Folge äusserer und innerer Bedingungen kann eine angefangene Kerntheilung durch plötzliche Turgorsteigerung und dadurch bedingte Auxosporenbildung gestört werden, die Kerne verschmelzen wieder, die Zelltheilung unterbleibt.

Wenn nun die hier beschriebene *Cyclotella* die var. *lemanica* ist, wie sie vom Genfersee beschrieben wurde, dann musste sie auch dort Auxosporen bilden. Durch die Güte von Herrn Secundarlehrer Hool erhielt ich eine Planktonprobe von Clarens vom 30. Dec. 1902. Die Cyclotellen zeigten ganz den Charakter wie die Planktonproben des Vierwaldstättersees vom October. Es wurden von 100 beliebig gemessenen Individuen folgende Zahlen gefunden:

Durchm. μ	7	10	14	17	24	27	30	34	37	41	44	47	51	54
Anzahl Individuen	9	1	2	4	1	14	28	26	9	5	2	3	1	1

Hierbei ist zu bemerken, dass die Durchmesser 9—17 μ nicht der *C. lemanica* angehören. In dieser Planktonprobe fand ich nun ebenfalls Zellen mit den vorher beschriebenen Erstlingsschalen der Auxosporen von 58 und 61 μ, freilich nur in geringer Zahl. Aus dieser Planktonprobe entnehme ich, dass im Genfersee die Auxosporenbildung zu einer andern Zeit eintritt als im Vierwaldstättersee. Auch in einer Planktonprobe, welche ich später von Herrn Prof. Chodat von Genf erhielt, waren vereinzelte Auxosporen zu constatiren.

Die Auxosporenbildung war im Vierwaldstättersee auch noch bei *C. socialis* zu beobachten und zwar im November 1902. Es ist zu erwarten, dass auch da die Auxosporenbildung Aufschluss

geben wird über die Zusammengehörigkeit von Formen, die man als eigene Varietäten anzusehen geneigt wäre.

Betreffs der Beeinflussung der Auxosporen durch äussere Verhältnisse sagt Karsten, dass die Auxosporenbildung von keiner Jahreszeit ausgeschlossen sei. So fanden sich bei *Melosira nummuloides* die Auxosporen das ganze Jahr hindurch. Allgemein gesprochen mag der obige Satz seine Geltung haben. Eine andere Auffassung theilt übrigens auch Karsten nicht. Allein das schliesst nicht aus, dass jede Species in der Auxosporenbildung an das umgebende Medium ganz bestimmte Bedingungen stellt. Diese besonderen äusseren Bedingungen sind es, welche bewirken, dass bei *Cyclotella lemanica* die Auxosporen nur in den Monaten November und December häufig sind, dann bis zum Mai andauern und in den Sommermonaten fehlen. Meine Beobachtungen haben auch folgenden Satz von Karsten bestätigt: „Es zeigt sich, dass die Auxosporenbildung stets in die Zeit der Hauptentwickelung fällt, bald mehr im Anfang derselben liegt, bald ganz ans Ende gerückt erscheint.“ Auch darin kann ich Karsten zustimmen: „Es ist eine Entwickelungsphase, welche nach einer bestimmten Anzahl von Zelltheilungen mit Naturnothwendigkeit eintreten muss, auf die Vermehrungsenergie jedoch keinen oder doch keinen ins Auge fallenden Einfluss zu besitzen scheint.“ Die Zustimmung erfolgt nur mit der Beschränkung, dass ohne bestimmte äussere Bedingungen die Auxosporenbildung nicht eintreten kann. Ich vermuthe, dass diese äusseren Bedingungen in Temperaturänderungen liegen.

Der Anstoss zur Auxosporenbildung geht nicht vom Zellkerne, sondern vom Protoplasma aus. Dann ist es begreiflich, dass beim Beginne der Auxosporenbildung noch die ersten Stadien einer fortgesetzten Zelltheilung beobachtet werden können.

Luzern, im Januar 1903.

Zum Schlusse spreche ich folgenden Herren meinen besten Dank aus, die mir bei der Beschaffung des Materials Unterstützung leisteten: Gotthardbahndirector Stoffel und Dampfschiffverwalter Schmid für Freikarten, Landschreiber Truttmann, Küssnach, Aufdermauer zur „Drossel“ in Brunnen, Director Schnyder, Rotzloch, und Posthalter Baumgartner in Seeburg. Herzlich danke ich auch Herrn Prof. Dr. A. Fischer, Basel, Dr. Senn in Basel und der kaiserl. Universitätsbibliothek in Strassburg für die Ueberlassung von Litteratur.

Literatur-Verzeichniss.

Amberg, Otto, Beiträge zur Biologie des Katzensees. Inaug.-Dissert. Zürich 1900.

Bachmann, Die Planktonfänge mittels der Pumpe. Biol. Centralbl., XX. Bd., 1900.

—, Beitrag zur Kenntniss der Schwebeflora der Schweizerseen. Biol. Centralbl., XXI. Bd., 1901.

Brun, J., Diatomées du lac Leman. Bull. de l'Herb. Boiss, ser. II, t. I, Genève 1901.

Chodat, R., Remarques sur la flore pélagique superficielle des lacs suisses et français. Bull. de l'Herb. Boiss., T. V, 1897.

Heurk, van, Synopsis des Diatomées de Belgique 1885.

Kirchner, O., Vegetation des Bodensees, I. Lindau 1896.

Klebahn, Beiträge zur Kenntniss der Auxosporenbildung. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXIX, 1896.

Karsten, Die Diatomeen der Kieler Bucht, 1899.

Miquel, P., Recherches expérimentales sur la physiologie, la morphologie et la pathologie des Diatomées. Annales de micrographie, T. IV, 1891—1892, p. 529—558.

Müller, O., Die Zellhaut und das Gesetz der Zelltheilungsfolge von *Melosira arenaria* Moore. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XIV, 1884.

Pfeffer, Pflanzenphysiologie, I. Bd., 1897.

Pfitzer, Diatomeen. Schenk's Handb. d. Botan., II.

Toni, de, Sylloge algarum, II, 3, 1894.

Senn, Ueber einige colonienbildende einzellige Algen, 1899. Botan. Zeitung.

Schröter, C., Die Schwebeflora unserer Seen. Neujahrsbl. d. Naturf. Ges. Zürich 1896.

Schröter, C., & Vogler, P., Variationsstatistische Untersuchungen über *Fragilaria crotonensis*. Vierteljahrsschrift d. Naturf. Ges. Zürich, 1901.

Smith, A Synopsis of the British Diatomaceae, 2 Bde., 1853—1856.

Schütt, Ein neues Mittel der Colonienbildung der Diatomeen. Ber. d. Deutsch. botan. Gesellsch., XVII, 1899.

—, Auxosporenbildung der Gattung *Chaetoceros*. Ebenda 1889.

—, Auxosporenbildung von *Rhizosolenia alata*. Ebenda 1886.

—, *Bacillariaceae*. Natürl. Pflanzenfam. 1896.

Figuren-Erklärung.

[redacted]

Figur 15. Auxospore im optischen Querschnitt. *n* = Zellkern. *p* = Plasma. *z* = Perizonium.

Figur 16. Auxospore in Flächenansicht.

Figur 17 u. 20. Auxospore plasmolysirt in zwei verschiedenen Ansichten.

Figur 18. Auxospore mit einer Erstlingsschale.

Figur 19. Desgl., plasmolysirt.

Figur 21. Junge Auxospore mit wandständigem Kern und grossem Zellsafte.

Figur 22. Auxospore mit beiden Erstlingsschalen.

Figur 23. „ „ „ „ und centralem Kern. Optischer Querschnitt.

Vergrösserungen sämmtlicher Figuren 1 : 850. Zeichnungen mit dem Apparat von Reichert (Wien). Bei Fig. 5, 6, 15, 21, 23 ist der Zellkern nach Tinction mit Hämatoxylin eingetragen.

Inhalt
des vorliegenden 1. Heftes, Band XXXIX.

Seite

W. Rothert. Ueber die Wirkung des Aethers und Chloroforms auf die Reizbewegungen der Mikroorganismen. Mit 2 Textfiguren 1
I. Einleitendes. Versuchsmaterial. Methoden 1
II. Der Einfluss der Narcotica auf Bewegung und Leben 15
III. Versuche über die Aufhebung der Empfindlichkeit (Anästhese) 21
Termo I (Chemotaxis) 21
Termo II (Chemotaxis und Aërotaxis) 23
Termo III (Chemotaxis, Aërotaxis, Osmotaxis) 24
Spirillum tenue Cohn (Chemotaxis) 25
Spirillum spec. (Chemotaxis) 26
Bacillus Solmsii Klein (Chemotaxis) 27
Amylobacter (Proschemotaxis, Apaërotaxis) 28
Beggiatoa alba (Aërotaxis) 31
Trepomonas agilis (Chemotaxis) 31
Saprolegnia spec., Zoosporen (Chemotaxis, Osmotaxis) 31
Euglena viridis (Phototaxis) 32
Chlamydomonas (Phototaxis) 34
Gonium pectorale (Phototaxis) 37
Pandorina morum (Phototaxis) 40
IV. Die Aenderung der phototactischen Stimmung durch Chloroform 42
V. Die Beeinflussung der phototactischen Stimmung durch vorgängige Einwirkung von Aether und Chloroform 46
VI. Zusammenfassung und Discussion der Ergebnisse 49
Literatur-Verzeichniss 69

P. Sonntag. Ueber die mechanischen Eigenschaften des Roth- und Weissholzes der Fichte und anderer Nadelhölzer 71
Poren der Rothholz- und Weissholztracheïden 74
Verholzungsgrad des Roth- und Weissholzes 78
Festigkeit 81
a) Zugfestigkeit 81
b) Druckfestigkeit 85
Elasticität und Dehnbarkeit 87
Biegungsfestigkeit der Aeste 91
Quellungsfähigkeit 96
Zweckmässigkeit und Ursachen der Rothholzbildung 99
Resultate 105

Seite

Hans Bachmann. *Cyclotella bodanica* var. *lemanica* O. Müller im Vierwaldstättersee und ihre Auxosporenbildung. Botanische Untersuchungen des Vierwaldstättersees. Mit Tafel I und 3 Textfiguren 106

I. Untersuchungsmethode 106

II. Speciesbeschreibung 107

III. Vorkommen in den verschiedenen Seegebieten und zu verschiedenen Jahreszeiten 113

IV Fortpflanzung 121

a) Die Zelltheilung 121

b) Die Auxosporenbildung 123

Literatur-Verzeichniss 132

Figuren-Erklärung 132


Der
Grosse Stieler
für 30 Mark!
Hand-Atlas
in 100 Karten.
50 Lieferungen
zu je 60 Pfg.
Gotha: Justus Perthes.

JAHRBÜCHER

für

wissenschaftliche Botanik

Begründet

von

Professor Dr. N. Pringsheim

herausgegeben

von

W. Pfeffer
Professor an der Universität Leipzig

und

E. Strasburger
Professor an der Universität Bonn

Neununddreissigster Band. Zweites Heft

Mit 6 Tafeln und 12 Textfiguren.

Leipzig
Verlag von Gebrüder Borntraeger
1903

[illegible]e Zusendungen für die Redaction bittet man zu richten an Professor Pfeffer in Leipzig (Botanisches Institut), — vom 1. August bis 20. September nur an Gebrüder Borntraeger in Berlin SW. 11, Dessauerstrasse 29

Inhalt des vorliegenden Heftes.

Seite

W. Ruhland. Studien über die Befruchtung der *Albugo Lepigoni* und einiger Peronosporeen. Mit Tafel II und III 135

Enrico Pantanelli. Abhängigkeit der Sauerstoffausscheidung belichteter Pflanzen von äusseren Bedingungen. Mit Tafel IV—V und 9 Textfiguren 167

Th. Weevers. Die physiologische Bedeutung einiger Glykoside 229

Paul Kretzschmar. Ueber Entstehung und Ausbreitung der Protoplasmaströmung in Folge von Wundreiz. Mit 3 Textfiguren 273

Oscar Melville Ball. Der Einfluss von Zug auf die Ausbildung von Festigungsgewebe. Mit Tafel VI und VII 305

Inhalt des vorhergehenden Heftes 1, Band XXXIX.

Seite

W. Rothert. Ueber die Wirkung des Aethers und Chloroforms auf die Reizbewegungen der Mikroorganismen. Mit 2 Textfiguren 1

P. Sonntag. Ueber die mechanischen Eigenschaften des Roth- und Weissholzes der Fichte und anderer Nadelhölzer 71

Hans Bachmann. *Cyclotella bodanica* var. *lemanica* O. Müller im Vierwaldstättersee und ihre Auxosporenbildung. Botanische Untersuchungen des Vierwaldstättersees. Mit Tafel I und 3 Textfiguren 106



Studien über die Befruchtung der *Albugo Lepigoni* und einiger Peronosporeen.

Von

W. Ruhland.

Mit Tafel II und III.

Einleitung.

Dem cytologischen, speciell befruchtungsgeschichtlichen Studium der Thallophyten, das mit so viel Eifer von verschiedenen Seiten betrieben wurde, hat die entwickelungsgeschichtliche Forschung viele Erfolge der letzten Zeit zu danken[1]). Es gilt dies in hohem Maasse auch von den Peronosporeen und den ihnen verwandten Organismen, denen die nachfolgenden Blätter gewidmet sind. Zwar liegt über diese Gruppen schon eine ganze Anzahl wichtiger Arbeiten vor, sodass die Entwickelungsgeschichte dieser Pilze als eine der besser erforschten auf dem im allgemeinen (von der Basidiomycetenreihe abgesehen) leider noch recht dunklen Gebiete gelten kann.

Wenn ich mich trotzdem entschloss, gerade hierüber weitere Beobachtungen zu sammeln, so geschah dies einmal, weil es mir ganz allgemein wünschenswerth erschien, über die Fortpflanzungsverhältnisse einer Gruppe einen grösseren Ueberblick zu erhalten, dann aber auch, weil es sich durch die neuesten Untersuchungen (z. B. Stevens 99 und 01, Trow 01 und Miyake 01) herausgestellt hatte, dass die Befruchtungsvorgänge bei den verschiedenen Formen keineswegs so einheitlich verlaufen, wie es nach den schönen Arbeiten Wager's (89, 96 u. 00) anfänglich schien. In

1) Um so verwunderlicher muss es erscheinen, dass unsere Lehrbücher so wenig Notiz von diesen wichtigen Resultaten nehmen und dass man immer wieder denselben, längst veralteten Figuren De Bary's, Sachs' etc. in ihnen auf mykologischem Gebiete begegnet.

Folge dessen war auch schon von anderer Seite, gerade in neuester Zeit, der Wunsch laut geworden, über die noch nicht untersuchten Formen orientirt zu werden (Trow 01).

Besonders eingehend sind wir durch zwei sehr werthvolle Arbeiten Stevens' (99 u. 01) über die Gattung *Albugo (= Cystopus)* unterrichtet. Dieser Forscher zeigte, dass die vier von ihm untersuchten Arten *(A. Portulacae, Bliti, Tragopogonis* und *candida)* drei durchaus verschiedene Entwickelungstypen erkennen lassen, sodass es auch gerechtfertigt erscheint, wenn nachstehend über die einzige noch nicht bekannte Art derselben Gattung berichtet wird.

Eine vergleichende Uebersicht über die Entwickelung aller uns hier interessirender Formen sowie eine Discussion der Literatur und einiger allgemeineren Fragen sollen den Schluss dieser Mittheilung bilden. Zunächst folgt der Bericht über die eigenen Untersuchungen.

Diese wurden fast ausschliesslich an fixirtem Material vorgenommen. Die Objecte gelangten zunächst in Chromosmiumessigsäure oder in Chromessigsäure in der von Stevens (99, p. 234) empfohlenen Zusammensetzung. Die letztere erwies sich im allgemeinen als günstiger als die Flemming'sche Flüssigkeit, da sie klarere Bilder liefert. Mit demselben Erfolge wandte ich auch Chromameisensäure an. Die Einbettung geschah auf die von mir schon an früherer Stelle (Ruhland 01, p. 188) beschriebene Art und Weise, nur dass die Dauer des Aufenthaltes in den Paraffinsorten z. Th. auf zwei und mehr Tage verlängert werden musste, da hier das Wirthsgewebe dem Eindringen Widerstand leistete. Als Färbung kam mit bestem Erfolge die Flemming'sche Safranin-Gentianaviolett-Orange G-Methode zur Anwendung, Orange G wieder in Nelkenöl[1]) (Nawaschin 99, p. 407) gelöst.

---

1) Die Qualität des Nelkenöls ist für das Gelingen der Färbung von grösster Wichtigkeit. Sehr bewährte sich die von Leitz (Berlin) bezogene, schön nach Nelken (und nicht unangenehm streng) riechende Flüssigkeit. Hierin differenzirt sich die Gentianaviolett-Färbung sehr schön und allmählich, unter dem Mikroskop controllirbar. Man kann diesen Process übrigens auch durch Zusatz weniger Tropfen neutralen Alk. abs. zur Nelkenöllösung etwas beschleunigen.

I. *Albugo Lepigoni*[1]).

Die Blätter der Wirthspflanze *(Spergula marina)* zeigen reichlich die weisslichen Conidienpolster, welche sehr klein sind und getrennt bleiben. Sehr spärlich sind hin und wieder auch die Kelchblätter und ganz selten der Stengel befallen. Nur im fleischigen Blattgewebe fand ich Oosporen und zwar meist mehr der Peripherie zu. Ein äusseres Indicium, ob die Blätter Eier enthalten oder nicht, giebt es nicht. Die Häufigkeit der Conidienpolster spielt hier jedenfalls keine Rolle. Es ist deshalb nöthig, vor der Einbettung orientirende Schnitte zu machen. Besonders reichlich scheinen die Eier zu Ende der Vegetationsperiode gebildet zu werden.

Die ersten Stadien der Oogonentwickelung unterscheiden sich in keinem wesentlichen Punkte von denen der übrigen Arten. Die Kerne treten in der Zahl von etwa 60—90, auch wohl etwas mehr noch, in das junge Oogonium ein. Das Protoplasma zeigt deutlich schaumigen Bau und ist in ziemlich regelmässigen Abständen von grösseren kugeligen Vacuolen durchsetzt.

Die Kerne wachsen bald schnell um etwa das Doppelte an, wobei namentlich auch ihr chromatischer Inhalt vergrössert wird, um sich zur ersten Karyokinese zu rüsten. In diesem Stadium (Fig. 1, Taf. II) fiel mir auf, dass sich das dichtere Plasma (primäres Ooplasma), welches später die Oosphäre zusammensetzt, immer zuerst als Hülle der Kerne, jedenfalls in deren unmittelbarster Nachbarschaft, bemerkbar macht. Es speichert begieriger Farbstoffe und lässt so die helle Kernhöhle deutlich hervortreten. Wie leicht zu beobachten, beginnt dieser Process in der Mitte des Oogons. Dort wurde mitunter das Auftreten eines kugeligen, leicht färbbaren und mit Osmiumsäure sich schwärzenden, also wohl fettartigen, kleinen Körpers constatirt, der homogene Structur aufweist (Fig. 1). Da er sehr scharfe Umrisse zeigt, dürfte es nicht angängig sein, ihn in genetische Beziehung zum Coenocentron zu setzen, da dieses Organ sich erst später nach Zusammenfliessen der Ooplasmamassen als undeutlich begrenzte, körnige Zone be-

---

1) Material von mir im August und September bei Nauen auf *Spergula salina* gesammelt. Den Standort verdanke ich dem freundlichen Nachweise des Herrn Lehrers W. Kirschstein (Rathenow), der mit Herrn Prof. Plöttner mich ebenso wie Herr Lehrer Krieger (Königstein) mit Material von anderen Arten in freundlichster Weise unterstützt hat.

merkbar macht. Dagegen wurde ein dem erstgenannten sehr ähnlicher, vielleicht mit ihm identischer Körper zur Zeit des Auftretens der „Receptivpapille“ bemerkt, eingebettet oder nebengelagert der sehr dichten, fast homogenen Plasmamasse derselben. Eine regelmässige Bildung ist jedenfalls auch er nicht. Die Receptivpapille ist als sehr schwache Vorwölbung entwickelt (Fig. 2, Taf. II).

Unmittelbar darauf treten die Kerne in die erste Mitose ein, und zwar, wie bei allen Arten der Gruppe, in Antheridium und Oogonium gleichzeitig und in jedem der beiden Organe simultan. Der Vorgang selbst ist auch bereits für die anderen Arten richtig beschrieben. Das Chromatin zieht sich zu kleinen Klümpchen perlschnurartig am Lininfaden zusammen, welcher hierauf zerstückelt wird. Die Spindel wird intranuclear gebildet. Kernhöhle und Nucleolus, wo erkennbar, bleiben während der Metaphase erhalten, um während der Anaphase oder schon in den letzten Stadien der ersteren allmählich zu verschwinden. Die Spindelfasern sind als fädige Elemente deutlich sichtbar. Die Chromosomen sind ausserordentlich winzig und scheinbar kugelig. Ob dies indessen ihre wahre Gestalt ist, bleibe in Anbetracht einiger weiter unten mitgetheilter Beobachtungen an *Sclerospora* dahingestellt. Die Tochterchromosomen bewegen sich simultan, also in einer Ebene, den Spindelpolen zu. Das Aequatorialplattenstadium ist besonders häufig sichtbar. Ein sicheres Zählen der Chromosomen ist ihrer Kleinheit wegen nicht gut möglich. Ich schätze sie auf etwa 4—5.

Während dieses (nach der Häufigkeit dieses Stadiums zu schliessen) relativ langdauernden Processes geht die Differenzirung des Oogons in Oo- und Periplasmazone vor sich. Die zunächst, wie beschrieben, zerstreut um die Kerne liegenden Ooplasmamassen wachsen auf Kosten des übrigen, mit sich stetig vergrössernden Vacuolen durchsetzten (späteren Peri-) Plasmas an, um schliesslich zu verschmelzen und sich nach aussen hin abzurunden. Ganz allmählich werden gleichzeitig die so gut wie ausschliesslich im Spindelstadium befindlichen Kerne ins Periplasma hinausbefördert. Schliesslich befinden sich alle Kerne im Periplasma, wo sie ihre Theilung schnell beenden (Fig. 3—5, Taf. II). Diese Entwickelungsphase wurde von Stevens als „stage of zonation“ bezeichnet. Ueber die diesen Zustand vorbereitenden Vorgänge noch einige Worte. Zunächst konnte mit Sicherheit constatirt werden, dass hier nicht (wie von anderer Seite für verwandte Formen angegeben)

eine sondern mehrere Karyokinesen erfolgen. Es ist diese Frage für die Auffassung des ganzen, in seiner Bedeutung zunächst so räthselhaften Vorganges (Reductionstheilung, vergl. den allgemeinen Theil) von Interesse. Schon ein Vergleich der Zahlenverhältnisse der Kerne vor und nach den Theilungen ergiebt, dass mehrere solcher stattgefunden haben müssen. Während vorher 60—90 Kerne vorhanden waren, zählen wir im Periplasma deren etwa 300—450. Ferner bemerkt man mitunter im Ooplasma in Prophase begriffene Kerne; leicht lässt sich ferner feststellen, dass noch ziemlich bedeutend vor dem definitiven „Gürtungsstadium" die Kerne sich in Anaphase befinden (Fig. 3, Taf. II), während sie lange nachher, wenn sie bereits ins Periplasma übergetreten sind, Metaphase mit deutlich erhaltener Kernhöhle zeigen können (Fig. 4, Taf. II). Wichtig ist auch die verschiedene Grösse der ersten und späteren Spindeln (vergl. Fig. 3 mit 4 und 5, Taf. II). — Ferner geht aber als ziemlich wahrscheinlich aus dem eben Gesagten, namentlich, wenn man berücksichtigt, dass die erste Mitose streng simultan eintritt, hervor, dass einzelne Kerne sich langsamer und wohl nur einmal, andere, aber nicht alle, sich zweimal und vielleicht auch noch öfter theilen.

Da man Präparate mit von allen Kernen entblösster Oosphäre nur sehr selten zu Gesicht bekommt, so ist anzunehmen, dass die ins Periplasma gelangten Kerne ihre Mitose sehr schnell beenden. Zugleich tritt einer der vielen resultirenden Tochterkerne ins Ei über.

Inzwischen hat sich in der Mitte der Oosphäre das aus Wager's und Stevens' Arbeiten her bekannte „Coenocentron" herausgebildet. Kurz nachdem die erste Karyokinese eingeleitet wird, zeigt sich in der Mitte der, wie beschrieben, zu dieser Zeit sehr dichtschaumigen Oosphärenzone eine undeutlich begrenzte, besonders stark Farbstoffe speichernde Anhäufung von Plasma, das sehr reich an Fett und Proteïnstoffen ist. In der Mitte der Anhäufung bemerkt man eine ziemlich stark lichtbrechende, homogene, kleine Kugel, die offenbar aus Reservestoffen besteht (Fig. 4, Taf. II).

Sehr schön konnte die Entwickelung des Coenocentrons zu seiner definitiven Ausbildung beobachtet werden. Es wandert nämlich zu diesem Zweck ein grosser Theil des Plasmas, zuerst aus der nächsten Umgebung, dann in regelmässig centrifugaler Ordnung und immer weiterem Umkreise in das junge Coenocentron

ein. Dieser Process findet seinen sichtbaren Ausdruck darin, dass das Plasma in der Nachbarschaft des Coenocentrons immer grössere Vacuolen bekommt, wie es Fig. 5, Taf. II darstellt. Diese gleichsam ausgesogene Partie hebt sich, da der Process in streng centrifugaler Richtung um sich greift, ziemlich scharf und deutlich von dem dichtmaschigen, peripheren Theile des Ooplasmas ab und gleicht einem, das junge Coenocentron umgebenden hellen Hofe. Das letztere hat allmählich festere Umrisse und annähernde Kugelgestalt angenommen, zeigt aber immer noch dichtkörnige Structur. Hat das gesammte Ooplasma den charakteristischen, weitmaschigen Bau angenommen, so zieht sich das Coenocentron fast auf die Hälfte, jedenfalls aber um mindestens ein Drittel seines ursprünglichen Volumens zusammen und zeigt in Canadabalsampräparaten mehr homogenen Bau und besonders rapides Farbspeicherungsvermögen, sodass bei der Drei-Färbung gewöhnlich das Safranin, selbst bei nachträglicher Differenzirung mit verhältnissmässig starkem Salzsäure-Alkohol, mit derselben Energie wie von den Chromosomen der sich theilenden Kerne festgehalten wird. Da man jedoch nach der folgenden Gentianaviolett-Behandlung die Nelkenöl-Orange G-Differenzirung dem verhältnissmässig leicht entfärbbaren Chromatin anzupassen hat, wird die Safraninfärbung des Coenocentrons häufig durch das Gentianaviolett mehr oder minder verdeckt.

Auch in seiner definitiven Gestalt ist das Coenocentron verhältnissmässig recht gross. Seine relative Grösse ist aus den Fig. 6—8, Taf. II zu entnehmen. Ein helleres Centrum ist nicht mehr zu erkennen.

Der ins Ooplasma übergetretene weibliche Kern wandert sofort auf das Coenocentron zu. Ich habe unter den zahllosen Präparaten nur einen Fall beobachtet, wo der Kern in einiger Entfernung vom Coenocentron, also offenbar im Begriffe stehend, auf dieses zuzuwandern, sichtbar war. Vielleicht erfolgt dieser Process mit fast explosionsartiger Geschwindigkeit. Das Anliegen des Kernes und sein allmähliches Anwachsen auf Kosten des Coenocentrons (allerdings ohne dass dieses eine sichtbare Abnahme zeigte), geht in ähnlicher Weise vor sich, wie dies Stevens für *Albugo Tragopogonis* beschrieben hat. Noch ehe der Kern eine bemerkenswerthe Grösse erreicht hat, unterzieht er sich einer abermaligen Karyokinese (Fig. 9, Taf. II). Die Abweichungen dieser zweiten

Karyokinese von der typischen[1]) (Fig. 9) sind ganz ähnliche, wie sie Stevens für das vielkernige Ei von *A. Bliti* beschrieben hat. Es sind keine oder fast keine Spindel- und Verbindungsfasern sichtbar. Die Chromosomen, sehr spärlich in der Zahl, scheinen den Spindelpolen succedan zuzuwandern. Die Kernhöhle bleibt nicht erhalten. Der eine Pol der Spindel, die übrigens auch länger gestreckt und schmäler als die der normalen Kerntheilung ist, liegt dem Rande des Coenocentrons fest an. Ein Nucleolus konnte nicht wahrgenommen werden. Der eine der entstehenden Tochterkerne wird in das Plasma des Eies abgestossen und geht dort sehr schnell zu Grunde. Der dem Coenocentron mit etwas ausgezogener Spitze zugekehrte, übrig bleibende wächst hierauf abermals energisch an. Das zeigt sich sowohl in der Grössenzunahme als auch in der Anreicherung von Chromatin, das dem Kern auf dem optischen Querschnitt einen starken Grenzrand verleiht. — Die schon citirte Fig. 9 stellt übrigens den einzigen beobachteten Fall dar, wo neben dem weiblichen Kern ein zweiter, kleinerer, dem Coenocentron anliegt.

Inzwischen ist längst der Befruchtungsschlauch des Antheridiums in das Ei eingedrungen. Der Eintritt desselben in das Periplasma erfolgt zu ziemlich verschiedenen Zeiten; ebenso ist sein Wachsthum innerhalb desselben zeitlich grossen Unregelmässigkeiten unterworfen. Dagegen glaube ich sicher festgestellt zu haben, dass er in das Ei immer erst dann eindringt, wenn die Umwandlung desselben aus dem fein-alveolaren in den grobmaschigen Zustand vollzogen ist. Vielleicht hindert ihn das feste, feine Plasma mechanisch am Eindringen. Die typische Form und Lagerung des Befruchtungsschlauches ist in Fig. 10, Taf. II dargestellt. Ich habe in ihm sehr häufig nur einen, selten zwei Kerne gefunden; die andern bleiben im Antheridium zurück. In das Ei tritt stets nur ein Kern über.

Wie bei nahezu allen hierauf hin bisher untersuchten Peronosporeen hat der eindringende männliche Kern eine mehr oder weniger zugespitzte Form mit stumpfem Hinterende. Die Spitze zeigt auf das Coenocentron zu, wie in Fig. 6 und 10, Taf. II dargestellt ist. Sehr bemerkenswerth ist die in Fig. 6 abgebildete Structur des Eies auf diesem Stadium. Es zeigen sich nämlich,

---

1) Hierunter verstehe ich die ersten Karyokinesen im Oogon, sowie die durchaus diesen gleichenden (vergl. unten) im Plasma der jungen Conidien.

an das Coenocentron als Mittelpunkt ansetzend, feine fädige Strahlen, welche weit in das umgebende Plasma reichen. Diese Structuren, von denen ich leider nicht anzugeben vermag, ob sie dem Coenocentron oder dem übrigen Cytoplasma entstammen, habe ich regelmässig auf analogen Stadien beobachtet. Auf schlecht gefärbten Präparaten, namentlich auf solchen, aus denen das Gentianaviolett zu weit ausgewaschen ist, sind die Strahlen nicht zu sehen. Auf derselben Figur ferner sieht man dem männlichen Kern ein winziges Körperchen anliegen, das ähnliche Structur und Färbung wie das Coenocentron zeigt. An anderen, entsprechenden Präparaten dieses Stadiums habe ich das winzige Bläschen nicht wahrgenommen. Möglicher Weise lag es dann zufällig ober- oder unterhalb des männlichen Kernes. Ich muss die Frage daher offen lassen, ob wir es hier mit einer zufälligen oder regelmässigen Erscheinung zu thun haben und welche Bedeutung ihr eventuell zuzuschreiben ist.

Bald darauf verschwindet die Strahlung um das Coenocentron. Unmittelbar nach der Berührung beider Sexualkerne treten diese in das Coenocentron über, wo sie alsbald auf Kosten desselben ziemlich rapide anwachsen. Hierbei wird ihr Grössenunterschied ziemlich ausgeglichen; Hand in Hand hiermit degenerirt das Coenocentron allmählich. Es geht zunächst in dicht- und grobkörnige Structur über. Fig. 11, Taf. II zeigt dieses Stadium. Die Kernhöhlen heben sich überaus scharf gegen das dunkle Coenocentron ab. Beide Kerne zeigen sehr schönes Spiremstadium. Mehrere Chromatinfäden sind deutlich sichtbar. Nicht lange darauf verschmelzen beide. Der Verschmelzungskern zeigt dieselbe Structur wie jeder der beiden Sexualkerne vorher, befindet sich also offenbar bereits in Prophase (Fig. 12, Taf. II). Zugleich verliert das Coenocentron seine festen Umrisse; seine Auflösung schreitet jetzt sehr rasch vor. Sehr schnell, wie auch die vorangehenden Vorgänge, nach der grossen Seltenheit dieser Stadien zu schliessen, erfolgt nunmehr die erste Karyokinese des Befruchtungskernes, die in Fig. 13 und 14, Taf. II dargestellt ist. Bis zur Metaphase bleibt die Kernhöhle erhalten, auch zeigen sich wieder deutliche, schöne Spindelfasern. Die Spindel schwankt etwas in der Breite, gleicht aber im übrigen ganz denen der ersten Karyokinese des Oogoniums und Antheridiums, wohl auch in der Chromosomenzahl. Während und nach dieser ersten Mitose des Befruchtungskernes giebt das Coenocentron seine Individualität endgültig auf.

Es erfolgen nun sehr rasch Theilungen, die wegen der vielen in Form unregelmässiger Kugeln abgelagerten Reservestoffe des Eies nicht näher verfolgt werden konnten und als deren Resultat (ungefähr) 70—80 Kerne der reifen Eispore anzusehen sind (Fig. 15, Taf. II). Möglicher Weise wird ihre Zahl beim Auskeimen oder vor diesem noch erhöht.

Es erübrigen noch einige Worte über das Verhalten des Periplasmas und die Membranbildung der Eispore. Die sehr zahlreichen Kerne des Periplasmas bleiben bis zur Heranreifung der Oospore deutlich sichtbar, verlieren jedoch während dieses Processes nahezu alle chromatischen Bestandtheile, sodass sie schliesslich nur noch als leere kugelige oder auch häufig etwas ellipsoïdisch ausgezogene Bläschen ohne oder mit punktförmigem (Nucleolus) Inhalt erscheinen. Theilungen treten nicht mehr ein. Das Periplasma selbst nimmt unregelmässig streifig-fädigen Charakter an und speichert sehr begierig Farbstoffe (vergl. unten). — Dafür, dass hier ein Aufsaugen des Periplasmas durch die junge Oospore stattfände, wie es bei anderen Formen (vergl. unten) zu beobachten ist, sprechen keinerlei Anzeichen.

Die erste Verdickungsschicht der primären Eihülle wird aus dem Periplasma als ziemlich dünne Tapete an die erstere angelagert. Hierauf beginnt die Anlage des Endospors, welches sehr langsam in die Dicke wächst. Es hebt sich scharf vom Exospor ab, indem es im Gegensatz zu dem sich mit Gentianaviolett begierig färbenden Exospor meist farblos bleibt. Während der Ausbildung des aus Cellulose bestehenden Endospors werden dem Exospor die Pectinhöcker aufgesetzt, ohne dass eine sichtbare (materielle oder dynamische) Betheiligung der Kerne an diesem Process zu beobachten wäre. Bezüglich der Details dieses Vorganges habe ich den schönen Beobachtungen Stevens' (99, p. 226) nichts hinzuzufügen.

Teratologische Fälle hat Stevens (01, Taf. V) ziemlich vollständig zusammengefasst. Aehnliche Vorkommnisse beobachtete auch ich, worauf ich hier nicht wieder näher eingehe. Dagegen möchte ich auf meine Fig. 16, Taf. II aufmerksam machen; hier sehen wir ein Oogon, an das sich kein Antheridium angelegt hat, wie das Vergleichen der ganzen Schnittserie lehrte. Eine Differenzirung in Oo- und Periplasma hat nur oberflächlich stattgefunden, da die so charakteristische Plasmahaut zwischen beiden fehlt. Nur die Kerne liegen mehr oder weniger peripher. Ein Coenocentron ist nicht sichtbar, dagegen der weibliche Kern. Ob das erstere

ganz gefehlt hat oder nur wieder verschwunden ist, und ob ein ursächlicher Zusammenhang zwischen dieser Thatsache und den übrigen Abnormitäten besteht, ist nicht entscheidbar. Im Ooplasma haben sich Kugeln von Pectinstoffen, die sonst nur auf das Periplasma beschränkt sind und zur Bildung des Exospors bestimmt waren, gebildet. Man sieht, dass auch in dieser Beziehung die Sonderung in Oo- und Periplasma, obwohl letzteres etwas fädige Structur zeigt, keine scharfe ist.

II. *Peronospora Alsinearum.*

Das Material[1]) lieferten die Fruchtknoten der Wirthspflanze, welche sehr reichlich von Oosporen in allen Stadien durchsetzt waren. Hier boten sich ihnen im plasma- und eiweissreichen Gewebe der Samenanlagen reichliche Nährstoffe, und andererseits leisteten die dünnen Membranen dem Eindringen der Haustorien besonderen Vorschub. Die Oosporen fanden sich bald zwischen den oder innerhalb der Integumente, der Chalaza etc., bald auch in unmittelbarer Nachbarschaft des Embryosackes, dessen Inhalt ihre Haustorien zuletzt entweder vollständig oder nur z. Th. aufsogen, und zwar je nach ihrer Lagerung entweder die Synergiden nebst der Eizelle oder nur die Antipoden.

Ueber die Cytologie der Befruchtung der grossen Gattung *Peronospora* haben wir die Arbeiten von Berlese (98) und Wager (00). Beide stimmen darin überein, dass am Befruchtungsact je ein männlicher und weiblicher Kern betheiligt ist, weichen aber von einander namentlich in der Darstellung der hierauf folgenden Stadien ab. Bei meiner Nachuntersuchung konnte ich die Angaben Wager's vollinhaltlich bestätigen. Ausser *P. Alsinearum* zeigte auch *P. affinis* (auf *Fumaria*) und *P. Violae*, welche vergleichsweise zugezogen wurden, dieselbe Entwickelung. Wenn ich daher im folgenden noch einmal in möglichster Kürze die Entwickelungsgeschichte der Gattung recapitulire, so geschieht dies zum Zwecke der definitiven Klarstellung.

Die in das junge Oogon vom Mycel eingedrungenen Kerne theilen sich karyokinetisch, und zwar, wie ich festgestellt zu haben

1) Gesammelt von meinem Freunde, Dr. H. Paul, bei Berlin auf *Spergula Morisoni*.

glaube, nur einmal. Die Receptivpapille ist sehr schwach entwickelt, doch können hier Unregelmässigkeiten eintreten. So stellt Fig. 17, Taf. II einen Fall dar, wo die Papille verhältnissmässig recht stattliche Dimensionen zeigt. Sie ist von sehr stark farbspeicherndem, also recht dichtem Plasma erfüllt. Ihm eingebettet fand ich in zwei Fällen jenen Coenocentronähnlichen Körper, der schon für *Albugo Lepigoni* Erwähnung fand.

Das „Gürtungsstadium" (Fig. 18, Taf. II) dauert recht lange, länger als bei irgend einer anderen Gattung, sodass Präparate mit gänzlich kernfreier Oosphäre häufig sind. In letzterer ist dann nur das Coenocentron zu sehen. Dieses tritt sehr plötzlich auf. Seine Entwickelungsgeschichte scheint der von *Albugo* zu entsprechen, konnte aber nicht lückenlos verfolgt werden. Es folgt hieraus schon, dass auch die Differenzirung des Oogons in Oo- und Periplasma sich mit grosser Schnelligkeit vollzieht. Im Gürtungsstadium heben sich beide von einander durch das Verhalten gegen Farbstoffe besonders scharf ab. Das Periplasma speichert diese so stark, dass die Einzelheiten der in ihm stattfindenden Meta- und Anaphase der Kerntheilung nur sehr schwer sichtbar werden. Auch vor der Differenzirung sind die mitotischen Einzelheiten nur sehr schwer klarzulegen; aus diesem Umstande erklärt sich auch Wager's Irrthum, der die Kerne erst nach vollzogener Oogon-Differenzirung im Periplasma in Mitose treten lässt (00, p. 270 – 271), während in Wahrheit auch hier beide Vorgänge gleichzeitig von Statten gehen. Das Coenocentron zeigt kreisförmige bis schwach polygonale Umrisse und besteht aus einem hellen, ganz homogenen, safraninliebenden Körper. Zur Zeit des Gürtungsstadiums bis zur Einwanderung des weiblichen Kernes ist ein deutlich stärker lichtbrechender Hof um das Coenocentron, und häufig von ihm ausgehend eine mehr oder minder scharf ausgeprägte Strahlung in dem sehr vacuolenreichen Ooplasma zu sehen (Fig. 18 und 19, Taf. II). Diese letztere hört auf, sobald der weibliche Kern die Mitte des Eies erreicht hat. Während seiner Einwanderung zeigt er dieselbe zugespitzte Form wie später der männliche Kern. Dieser wandert in der seit Wager bekannten Weise auf den neben dem Coenocentron liegenden weiblichen Kern zu. Sogleich hierauf, wiederum mit grosser Geschwindigkeit, beginnt das Coenocentron zu verschwinden, und ebenso schnell nimmt das junge Ei eine dichter alveolare Structur an. Die eng aneinander geschmiegten beiden Sexualkerne wachsen hierauf allmählich zu annähernd gleich

grossen Blasen heran, ohne besonders starken chromatischen Inhalt zu zeigen. Ein Nucleolus ist in ihnen nicht wahrnehmbar. Ihre Sichtbarmachung stösst der vielen kleinen Fetttröpfchen wegen auf Schwierigkeiten. Die endgültige Kernverschmelzung findet erst sehr spät, lange nach Fertigstellung der Sporenhüllen statt.

Zur Herstellung dieser Hüllen wird das stets sehr dunkel gefärbte Periplasma (Fig. 20—22, Taf. II) verwandt, wie schon De Bary (81, p. 63) auseinander gesetzt hat, der den ganzen Vorgang bei unserer Art intra vitam verfolgte. Ich kann es mir deshalb ersparen, auf die Details einzugehen, und möchte nur noch kurz hervorheben, dass am reifen Ei zunächst 1. die der primären Plasmahaut des Gürtungsstadiums entsprechende, dünne Grenzmembran, und ferner 2. das aus dem Periplasma hervorgegangene, mit netzartig anastomosirender hoher Sculptur versehene Exospor, diese beiden pectinisirt, zu sehen sind, und ferner 3. das aus Cellulose bestehende, dicke und aus dem Ooplasma hervorgegangene Endospor. Eine Aufsaugung der zur Bildung des Exospors nicht mehr verbrauchten Periplasmamassen durch die Eispore findet nach meinen Erfahrungen nicht statt, da man bis zur völligen Verrottung des Wirthsgewebes noch Periplasma mit den Kernen im Oogon liegen sieht. Dagegen dürften kurz nach Eintritt des Kernes ins Ei, also vor Ausbildung der dickeren Eihüllen, durch die zahlreichen Haustorien des Oogons Nährstoffe des Wirthes in grösserem Maasse durch Vermittelung des Periplasmas ins Ei übertreten. Jedenfalls stammen die zahlreichen Reservestoffe desselben nur zum kleinen Theil aus der Zertrümmerung des Coenocentrons.

Zum Schlusse möchte ich noch auf die eigenartige Form der grossen Reservestoffkugeln hinweisen, die man meist in der Einzahl in den reifen Oosporen sieht. Wie Fig. 20, Taf. II veranschaulicht, erscheint diese Kugel schaumartig mit Kugeln oder Tröpfchen eines anderen helleren Körpers durchsetzt. Oder auch man sieht (Fig. 32, Taf. III) eine, wie die Grundmasse der eben erwähnten grossen Kugel, gelbliche Hohlkugel einen grossen centralen Tropfen eines helleren Körpers umschliessen. Ganz dieselben Verhältnisse beobachtet man leicht an den Eiern der nachstehend geschilderten Gattungen. Da im Leben nichts von dieser Structur zu sehen ist, nehme ich an, dass sie auf Rechnung der Osmiumsäure des Fixirungsmittels zu setzen ist, welche ja auf die Fettkörper stark oxydirend und wohl auch corrodirend einwirkt. Auf Chromessigsäurepräparaten habe ich derartige Bilder nicht wahrgenommen.

III. *Sclerospora graminicola*[1]).

Die Gattung *Sclerospora* bietet äusserlich in mancher Beziehung Merkwürdiges und Abweichendes. Auffallend ist vor allem die massenhafte Oosporenbildung, welche, ganz im Gegensatz zu allen anderen Peronosporeengattungen, über die ungeschlechtliche Fortpflanzung durch Conidien weit den Vorrang erstritten hat. Die Blätter, namentlich die zartesten, jüngsten der Wirthspflanze (*Setaria*-Arten), deren Blüthe der Pilz verhindert, erweisen sich unter dem Mikroskop bei schwacher Vergrösserung, oberflächlich betrachtet, mosaikartig-dicht mit den derbwandigen gelben Oogonien durchsetzt. Mit blossem Auge scheint das mit den Sexualorganen besetzte Blatt, soweit es nicht schon durch den Pilz längsfaserig zerstört worden ist, dicht schwärzlich punktirt. Die Conidienrasen treten, wie es scheint, stets von jenen getrennt auf anderen, meist älteren Blättern auf, welche sie als weissliche, sehr lockere Räschen überziehen, ohne grob sichtbare Zerstörungen anzurichten.

In das junge, sehr dünnwandige Oogon treten vom Mycel her verhältnissmässig wenige (etwa 12—16) Kerne ein. Die Oogonwand beginnt sich sehr schnell zu verdicken und die Kerne unterziehen sich zunächst einer Mitose, ohne dass hiermit Differenzirungsvorgänge im Plasma verbunden wären. Die Mitose an sich ist interessant (Fig. 23, Taf. III). Entsprechend dem zu allen Zeiten der Entwickelung auffallend grossen Chromatingehalt der Kerne ist die Spindel eine verhältnissmässig auffallend grosse und breite. Hier ist auch ziemlich deutlich zu sehen, dass die Gestalt der Chromosomen keine kugelige, sondern mehr die eines kurzen und

1) Nach Abschluss dieser Arbeit, deren Drucklegung erheblich verzögert wurde, erschien eine kurze Mittheilung von Stevens über *Sclerospora graminicola* („Studies in the fertilization of *Phycomycetes*". Contrib. from the Hull botan. laborat. XLII, im Decemberheft der Botan. Gazette XXXIV, 1903, p. 420—424). Dr. Stevens bezeichnet *Sclerospora* hierin als noch nicht untersucht. Dies ist ein Irrthum. Es ist ihm meine vorläufige Mittheilung „Die Befruchtung von *Albugo Lepigoni* und einiger Peronosporeen" im Octoberheft der Hedwigia von 1902 [p. (179)—(180)], in der ich auch schon über *Sclerospora* berichte, entgangen. Ich freue mich indessen, dass unsere beiderseitigen Resultate in der Hauptsache übereinstimmen; wegen meiner erwähnten Priorität jedoch sowie um einiger Differenzpunkte willen bringe ich das betr. Capitel nachstehend unverändert zum Abdruck. Die Differenzpunkte, in denen Herrn Stevens' Mittheilungen durch mich eine Correctur bezw. Vervollständigung erfahren, beziehen sich auf die Karyokinese und die Vereinigung der Sexualkerne und das Schicksal des Befruchtungskernes.

dicken V oder U ist. Diese Beobachtung legt jedenfalls den Verdacht nahe, dass auch bei den Formen mit kleineren Spindeln die Gestalt der scheinbar kugeligen Chromosomen in Wahrheit eine mehr derjenigen der höheren Gewächse ähnliche ist. Centrosomenartige Körper oder Polstrahlungen konnten nicht wahrgenommen werden. Die Spindelfasern waren violett, die Chromosomen roth gefärbt. Die citirte Figur zeigt die Kerne in Meta- und Anaphase. Die Kernhöhle ist hier längst aufgelöst, wie denn wohl allgemein von den Peronosporeen behauptet werden darf, dass während der Mitose ihrer Kerne die Kernhöhle bei weitem nicht so lange als bei denen der Albuginaceen erhalten bleibt.

Die zweite und die folgenden Karyokinesen, während deren die Differenzirung in Oo- und Periplasma erfolgt, zeigt weit kleinere und minder deutliche Formen. Beim Differenzirungsprocess habe ich ähnliche Unterschiede in der Dichtigkeit der sich absondernden Plasmamassen, wie bei den bisher besprochenen Pilzen, kaum wahrnehmen können. Das Gürtungsstadium in Fig. 24, Taf. III zeigt ein grob-netzmaschiges Ooplasma, von dem sich das Periplasma in der Structur nur sehr wenig unterscheidet.

Von grösserem Interesse noch ist das Fehlen eines Coenocentrons; trotzdem gestalten sich die weiter zu beschreibenden Entwickelungsvorgänge denen der übrigen Gattungen nahezu identisch.

Zunächst tritt in gewohnter Weise ein einziger weiblicher Kern aus dem Periplasma in das Ei über. Er erstrebt die Mitte, wo er in einer durch etwas stärkeren Fett- und Proteïngehalt als dunklere Stelle kenntlichen Plasmaanhäufung liegt (Fig. 27—29, Taf. III). Diese Anhäufung dürfte in nutritiver Beziehung (vergl. unten) eine der des Coenocentrons vergleichbare Rolle spielen. Sie ist als unbestimmt umschriebener Fleck nicht selten auch vor Eintritt des Kernes von mir beobachtet worden. In anderen Fällen war sie weniger deutlich. Der bequemeren Erwähnung halber mag sie vorläufig als „Centralplasma“ bezeichnet werden.

Das Antheridium besitzt den für *Peronospora* typischen Bau und enthält etwa 10—14 oder auch mehr Kerne, die eine einmalige Mitose durchmachen. Die Antheridienmembran bleibt — ganz im Gegensatz zu der des Oogons — dauernd dünnwandig.

Die vorbereitenden Stadien der Empfängniss beginnen sich im Oogon an einer, in Folge der schon zu dieser Zeit sehr dicken Membran leicht kenntlichen, uhrglasartigen Verdünnung an der Anheftungsstelle des Antheridiums bemerkbar zu machen (Fig. 25);

besonders schön lässt sich hier auch beobachten, dass die enzymatische Lösung aus dem Oogon heraus erfolgt. Die dünnste Stelle wölbt sich dann vorübergehend äusserst schwach, wie mir mit Stevens scheinen will, passiv, dem Turgor nachgebend, nach aussen. Nach dieser Deutung, von der im allgemeinen Theil noch einmal kurz die Rede sein soll, würden wir es hier also nur mit der Vorbereitung der späteren Rupturstelle für den Antheridialschlauch zu thun haben, sodass die Bezeichnung „Receptiv-Papille“, wie sie Wager zuerst gebrauchte, eine missverständliche ist. Etwas mit dem „Empfängnissfleck“ mancher Algen Vergleichbares ist diese Bildung schon darum nicht, weil sie erst auftritt, nachdem sich bereits das Antheridium dem Oogon angelagert hat.

Der Befruchtungsschlauch durchbricht diese dünne Stelle, wobei er die Ränder der Oogonwandung nach innen biegt, und wächst bis zur Oosphäre, die inzwischen fertig gestellt ist. In dieselbe eindringend habe ich ihn nicht gefunden. Er entlässt einen einzigen Kern (weitere Kerne treten nach meinen Erfahrungen auch garnicht in den Befruchtungsschlauch ein) in das Ei, welcher die bekannte Form zeigt (Fig. 26, Taf. III).

Der weibliche Kern in der Oosphäre hat jedoch inzwischen eine bedeutsame Karyokinese durchgemacht, welche derjenigen des resp. der weiblichen Kerne bei der Gattung *Albugo* ganz entspricht. Die Spindel ist schmal und längs-gestreckt und zeigt keine Andeutung von Spindelfasern. Diese Spindel habe ich in zwei Fällen, welche in Fig. 30 und 30*a* dargestellt sind, deutlich beobachtet. Dass es sich hier wirklich um eine Theilung des unbefruchteten Eikerns handelt, wird durch folgendes bewiesen: 1. Das Gürtungsstadium war in beiden Fällen beendet, sodass eine Verwechselung mit primären Mitosen nicht in Betracht kommt. 2. An eine Deutung der Karyokinese als einer des befruchteten Eikernes ist um so weniger zu denken, als eine solche erst vor oder beim Auskeimen der reifen Oospore eintritt. Ausserdem konnte 3. auf einem zu Fig. 30*a* gehörigen Serienschnitte der eben erst eingetretene männliche Kern nachgewiesen werden, was für den Fall in Fig. 30 leider aus secundären[1]) Gründen nicht möglich war. Der eine der gelieferten Tochterkerne geht, wie der spätere Befund lehrt, zu

1) Beim Schneiden der spröden Oogon-Membran, die sehr hartes Paraffin als Einbettungsmedium nöthig macht, zerreissen leider sehr häufig so zarte Theile wie Antheridiumwand und Befruchtungsschlauch.

Grunde. Ein degenerirender Kern, der wohl nur als Abkömmling des Oosphärenkernes in Betracht kam, ist in Fig. 29, Taf. III dargestellt (rechts oberhalb der beiden Sexualkerne).

Der männliche Kern eilt selten in die unmittelbare Nachbarschaft des weiblichen Kernes, sondern bleibt vielfach dauernd ziemlich weit getrennt von ihm im Ooplasma liegen. Ob dies Verhalten mit dem Mangel eines attractiven Coenocentrons zusammenhängt, bleibe dahingestellt, ist aber wahrscheinlich.

Das letzte Stadium des uns hier interessirenden Entwickelungsabschnittes ist durch das sehr intensive Anwachsen der Kerne gekennzeichnet. Während dieses Processes verschwindet das Centralplasma, welches zuletzt noch den weiblichen Kern einhüllte (Fig. 29). Die zur Verschmelzung fertigen Kerne sind sehr chromatinreich. Die Verschmelzung selbst tritt erst sehr spät, nach Fertigstellung der Membran, mitunter vielleicht erst vor der Keimung ein.

Das Verhalten des Periplasmas bietet hier insofern Interesse, als es in den dem Eintritt des Befruchtungskernes folgenden Stadien von der reifenden Oospore bis auf die Kerne wohl nahezu ganz aufgesogen wird. Dieses Verhalten findet eine ungezwungene Erklärung in der sehr geringen Entwickelung des pectinisirten Exospors und in der überwiegenden des (auch nur verhältnissmässig dünnen) Endospors. Das eingesogene Plasma mag hauptsächlich zur Bereicherung des Sporeninhaltes Verwendung finden. Es ist ein sehr charakteristisches Bild dieser Stadien (Fig. 29, 35, 36, Taf. III), die reifende Oospore, umgeben von den eng an ihre Wandung geschmiegten, scheinbar ganz nackten Kernen der Periplasmazone.

Die meist ungemein derbe Oogonwandung vicariirt offenbar für die schwächeren Eisporenmembranen. Die ehemalige Angriffsstelle des Befruchtungsschlauches wird verschlossen, bleibt aber dauernd unverdickt und dient wohl später beim Keimungsakt als Durchtrittsstätte (Fig. 34, Taf. III)[1]).

---

1) Die von Fischer (92, p. 439) in den Bereich der Möglichkeit gezogene Annahme einer phyletischen Beziehung dieser Art und der Ustilagineen muss nach dem heutigen Stand unserer Kenntnisse von den Ustilagineen und des oben behandelten Pilzes weit abgewiesen werden: „Nicht unmöglich ist es, dass sich Formen finden werden, bei denen die Conidienbildung ganz unterdrückt ist; es liesse sich dann von hier aus ein Uebergang zu *Protomyces* (!) und den Ustilagineen denken unter gleichzeitiger Annahme von Apogamie. Ob bei *Sclerospora* bereits gelegentlich apandrische Oogonien vorkommen, ist nicht untersucht.“ Auch dies ist nach unseren Erfahrungen nicht der Fall.

Schliesslich mag noch anhangsweise eine Missbildung erwähnt werden, welche in Fig. 33, Taf. III dargestellt ist. Hier ist die Bildung eines Befruchtungsschlauches unterblieben. Der männliche Kern tritt direct in das Oogon über. Das Ei hat das Periplasma an dieser Stelle zurückgedrängt und scheint der Oogonwandung dort nahezu anzuliegen.

IV. *Plasmopara densa*[1]).

Der Pilz bildet mit seinen Conidienrasen dichte weisse Ueberzüge auf der Blattunterseite des Augentrostes. Seine Eisporen finden sich im Innern des Blattes, namentlich des Schwammparenchyms, ziemlich häufig. In andern, gleich stark befallenen Blättern dagegen fehlen sie. Die Grösse der Eisporen wurde durchweg geringer gefunden als sie Alfred Fischer (93, p. 432) angiebt.

Die Entwickelungsgeschichte der Sexualorgane entspricht ganz der von *Sclerospora*. Die Differenzirung des Plasmas des Oogons erfolgt während mehrerer Karyokinesen (Fig. 38, Taf. III), ohne dass aber hinsichtlich der Structur des späteren Oo- resp. Periplasmas augenfällige Unterschiede beständen.

Ein Coenocentron wird nicht entwickelt (Fig. 39, Taf. III). Ebensowenig ist ein besonderes Centralplasma deutlich. Die „Receptivpapille“ ist sehr schwach entwickelt (Fig. 37). Ein Kern tritt in den (ob immer?) bis zur Oosphäre reichenden Befruchtungsschlauch (Fig. 39 und 44).

Der weibliche Kern theilt sich, wie in einem Falle klar wurde, vor der Befruchtung. Die Verschmelzung der Sexualkerne ist eine meist stark retardirte (Fig. 45, Taf. III). Ausnahmsweise tritt sie jedoch schon früher ein (Fig. 43, 44).

Das Periplasma wird zum grössten Theil von der Oospore eingesogen, mit Ausnahme der Kerne, welche das Ei dann fast rosenkranzartig umgürten. Die Thatsache der Aufsaugung hängt auch hier wieder, wie bei *Sclerospora*, sichtlich mit der äusserst schwachen Entwickelung des Exospors zusammen.

---

1) Material auf *Euphrasia*-Blättern von mir bei Buch (Berlin) im August gesammelt.

Besondere Erwähnung mögen schliesslich wiederum teratologische Fälle finden.

Fig. 48, Taf. III stellt ein Oogonium dar, das hohes Interesse durch seinen Gehalt an mehreren (3) Oosphären beansprucht. Ein einziges, abnorm grosses Antheridium liegt ihm an und lässt mehrere Kerne successive eintreten. Zwei Oosporen sind nahezu reif, mit einer deutlichen Membran versehen, die zu ihnen gehörigen Periplasmakerne im Kreise herum gelagert, die Sexualkerne vor der Verschmelzung. Die einzelnen Periplasmadistricte sind dagegen nicht von einander abgegrenzt. Dies ist auch bei der dritten Oosphäre der Fall, in welche gerade ein männlicher Kern eintritt. Ein vierter Kern befindet sich noch in dem Antheridialschlauche. Das pathologische Oogon ist etwas grösser als ein normales, die Oosporen bleiben jedoch hinter der gewöhnlichen Grösse weit zurück. — Obwohl die Vieleiigkeit ja an die *Saprolegniaceae* lebhaft erinnert, möchte ich es doch für verfehlt halten, hieraus etwa einen Fall von Atavismus construiren zu wollen, namentlich da die Befruchtung und „Gürtung" ganz dem Typus der Peronosporeen entspricht. Periplasmatische Bildungen fehlen den Saprolegniaceen bekanntlich (Trow, 95 u. 99, Hartog, 95).

Ein weiterer Fall von Missbildung ist in Fig. 47, Taf. III abgebildet. Hier haben wir ein Oogonium, dessen Oosphäre, wie der sorgfältige Vergleich der zugehörigen Serienschnitte lehrte, unbefruchtet geblieben ist. Die Oogonwandung ist von dem anliegenden Antheridium nicht einmal durchbohrt worden. Im Gegentheil ragt in das letztere eine abnorm grosse, unverletzte „Receptivpapille" herein. Die Oosphäre ist so gross, dass sie nahezu den gesammten Binnenraum des Oogons erfüllt und in Folge dessen die Kerne des Periplasmas in eine etwas grösseren Spielraum übrig lassende Ecke zusammengedrängt hat. Schwierig zu deuten ist der Befund in der Oosphäre selbst. Hier liegen zwei nahezu gleichgrosse Kerne in der Mitte des ziemlich grossmaschigen Ooplasmas eng zusammen, das sonstige Einschlüsse nicht aufweist. Indessen wird man kaum fehlgehen, wenn man annimmt, dass dies die beiden aus der Theilung des ursprünglichen weiblichen Kernes hervorgegangenen Tochterkerne sind, deren einer im normalen Entwickelungsverlauf degenerirt. Eine andere Möglichkeit, dass wir hier zwei aus dem Periplasma übergetretene, primäre weibliche Kerne vor uns haben, erscheint weniger plausibel, da diese kaum so eng verbunden liegen würden, und ferner dieser Fall niemals von mir bei Peronosporeen

beobachtet wurde. — Ob eine derartige Bildung zur Entwickelung einer keimfähigen, also parthenogenetischen Oospore führen kann, bleibe dahingestellt. Fälle von Parthenogenesis wurden sonst bei keiner der untersuchten Arten constatirt.

Allgemeine Erörterungen.

Unter diesem Abschnitte sollen zum Schluss einige Bemerkungen über die bei der Entwickelung dieser Phycomyceten beobachteten Erscheinungen mit einem Ueberblick über die Beziehungen, die sich nunmehr zwischen den bisher näher bekannt gewordenen Formen ergeben, Platz finden.

Die in den voranstehenden Blättern behandelte *Albugo Lepigoni* ist die einzige Form der Gattung, deren Entwickelung bisher noch unbekannt war. Wir besitzen somit jetzt einen vollständigen Ueberblick über die Entwickelungsgeschichte der Gattung *Albugo.*

Der erste, welcher den Peronosporeen auf histologischer Basis näher trat, war (von einigen früheren, misslungenen Versuchen, z. B. Fisch 85, abgesehen) der um das schwierige Gebiet der pilzlichen Cytologie so verdiente Wager. Dieser Forscher stellte zunächst für *Peronospora parasitica* (89) und sodann für *Albugo candida* (96) als erster fest, dass Antheridium und Oogonium bei beiden Formen vielkernig seien, dass die Kerne des Oogons im Ooplasma eine mitotische Theilung durchmachen, und dass hierauf ein oder zwei Kerne der Oosphäre mit einem des Antheridiums zur Verschmelzung gelangen.

Diese Thatsache schien in unlösbarem Widerspruche zu den Feststellungen Stevens' zu stehen, der mit allen Mitteln der modernen Mikrotechnik in einer schönen und eingehenden Arbeit (99) nachwies, dass bei *Albugo Bliti* in der Oospore eine ganze Anzahl (etwa 100) von weiblichen und männlichen Kernen paarweise fusioniren. Dass diese ausserordentliche Discrepanz zwischen zwei so nahen verwandten Arten derselben Gattung aber in der That bestand, wurde nach einer Mittheilung von Davis (00), der die Wager'schen Befunde nachuntersuchte und bestätigte, zur Gewissheit erhoben.

Schon im nächstfolgenden Jahre war jedoch Stevens in der Lage, wiederum in einer umfassenden Arbeit (01) die scheinbar so schroffen Gegensätze durch Untersuchung auch von *Albugo Portu-*

lacae und namentlich von *A. Tragopogonis* zu überbrücken, und nachzuweisen, dass die vier von ihm studirten Arten, *A. Portulacae, Bliti, Tragopogonis* und *candida* in ihrer Entwickelung vier stufenweise von einander abweichende Typen repräsentirten oder mit anderen Worten, dass *A. Bliti* und *A. candida* nur die extremen Glieder einer durch Uebergänge und Abstufungen verbundenen Entwickelungsreihe darstellten.

Um die Stellung von *Albugo Lepigoni* klarer hervortreten zu lassen, sei es verstattet, noch einen kurzen Rückblick auf diese Entwickelungsreihe zu werfen. Sie gliedert sich nach drei zusammenhängenden Gesichtspunkten: 1. nach der Zahl der potentiellen und functionellen Kerne der Oosphäre, 2. nach dem Grade der Ausbildung der „Receptivpapille“ (oder besser der zymogenen Region des Oogons) und 3. nach der Grösse und Function des Coenocentrons. Während bei *A. Bliti* und *A. Portulacae* sehr zahlreiche Kerne mit ebensovielen des Antheridiums zur paarweisen Verschmelzung gelangen, enthält bei *A. Tragopogonis* die Oosphäre zwar noch viele („potentielle“) Kerne, die jedoch alle bis auf einen, den „functionellen“, vor der Befruchtung zu Grunde gehen. Vom Antheridium treten durch den Befruchtungsschlauch ein oder einige Kerne in die Oosphäre über, von denen nur einer mit dem überlebenden weiblichen Kern zur Verschmelzung gelangt. Bei *Albugo candida* endlich ist die Zahl der potentiellen weiblichen Kerne auf eine geringere Zahl zurückgegangen; zur Verschmelzung gelangen wieder nur ein weiblicher und ein männlicher Kern.

Ueberblicken wir die Reihe nach diesem Gesichtspunkte, so ist die Stellung von *Albugo Lepigoni* sofort klar. In ihr haben wir den Reductionsprocess in der Eikernzahl am weitesten vorgeschritten: Es tritt von vornherein in die Oosphäre nur noch ein Kern aus dem Periplasma über. — Der Fall, dass noch ein zweiter Kern im Ei sich findet, ist äusserst selten und dürfte auch hin und wieder bei den echten Peronosporeen vorkommen. — Aus dem Antheridium wandert stets nur noch ein Kern in das weibliche Sexualorgan ein.

Betrachtet man nun die andern, mehr secundären Gesichtspunkte, die zur Aufstellung der obigen Entwickelungsreihe Veranlassung gaben, so findet man, dass auch deren Berücksichtigung die Angliederung unserer Art an den Schluss der Reihe rechtfertigt.

Stevens machte nämlich die interessante Beobachtung, dass parallel mit dem Abnehmen der Zahl der Sexualkerne der Arten

eine deutliche Abnahme in der Grösse der Receptivpapille und eine ebenso sichtliche Zunahme des Coenocentrons erfolgt. Es haben also *A. Portulacae*, *Bliti*, *Tragopogonis* und *candida* eine in derselben Reihenfolge kleiner werdende Receptivpapille und grösser werdendes Coenocentron. Dass das Zusammengehen dieser anscheinend so zusammenhangslosen Merkmale kein zufälliges ist, wird durch die Thatsache, dass es auch für *A. Lepigoni* Geltung hat, noch wahrscheinlicher, obwohl wir eine Einsicht in den Causalnexus dieser merkwürdigen Dinge keineswegs haben. In der That zeigt *A. Lepigoni* eine bis auf eine minimale Wölbung geschwundene Receptivpapille und andererseits ein Coenocentron, welches das von *A. candida* an Grösse noch um ein weniges übertrifft.

Es kann kaum einem Zweifel unterliegen, dass der Entwickelungsprocess (im phyletischen Sinne), welcher sich in diesen Facten ausspricht, ein von der niedersten Stufe, *A. Portulacae* und *Bliti*, zu *A. Lepigoni*, als der höchsten, aufsteigender ist. Ich kann bezüglich dieses Punktes auf die Ausführungen von Stevens verweisen, und will an dieser Stelle nur ganz kurz daran erinnern, dass die „Tendenz“ (in dem Sinne des Fortschreitens zum Vollkommneren), nur je einem Kerne für jedes Geschlecht die Forterhaltung der elterlichen Merkmale anzuvertrauen, auch bei verschiedenen (z. B. den braunen) Algen unverkennbar ist. Die allgemeine Bedeutung dieses Factums im Lichte der karyologischen Entwickelung der höheren Pflanzen dürfte ohne weiteres auf der Hand liegen.

Durch die voranstehenden Erörterungen ist auch die systematische Stellung (soweit sie sich aus der Entwickelung ergiebt) unserer Art bei den Albuginaceen im allgemeinen bestimmt. Indessen sind noch einige Worte über ihr Verhältniss zu den reducirteren Arten der Gattung nötig. Durch die interessanten Ermittelungen Stevens', dass bei *Albugo candida*[1]) die Oosphäre zu keiner Zeit ihrer Entwickelung frei von Kernen ist, steht diese Form in einem sehr bemerkenswerthen Gegensatze zu allen anderen Arten der Albuginaceen und Peronosporeen und im besonderen auch zu *A. Tragopogonis* und *Lepigoni*. Diese letzere Art stimmt daher, wie man sieht, mit *A. Tragopogonis* im Durchlaufen eines typischen Gürtungsstadiums überein, nähert sich aber im Zahlenverhältniss der weiblichen Kerne mehr der *A. candida*. Trotzdem

---

1) Die beiden früheren Beobachter, Wager (96) und Davis (00) hatten ein normales Gürtungsstadium beschrieben.

kommt ihr in dem oben mehrfach citirten Entwickelungsschema der Platz hinter *A. candida*, an fünfter Stelle, zu.

Gehen wir nunmehr in unseren Betrachtungen zu den eigentlichen Peronosporeen über, so ist zunächst klar, dass eine bemerkenswerthe Annäherung der eben besprochenen *Albugo Lepigoni* an den Befruchtungstypus dieser Familie statthat. Diese Annäherung darf jetzt als eine um so innigere bezeichnet werden, als durch unsere Untersuchungen nachgewiesen ist, dass auch bei den eigentlichen Peronosporeengattungen eine nochmalige Karyokinese des weiblichen Kernes in der Oosphäre vor der Befruchtung stattfindet. Es schwinden somit eigentlich alle Unterschiede zwischen beiden, bis auf das sehr wichtige der verschiedenen Conidienabgliederung, welche bei den Albuginaceen kettenweise, bei den Peronosporeen aber durch Einzelabschnürung am Gipfel oder seitlich der Träger stattfindet.

Es ist von Interesse, dass dieses äusserliche, „morphologische" Merkmal durch einen inneren, durch unsere voranstehenden Untersuchungen klargewordenen Charakter unterstützt wird. Es ist dies das Verhalten des Verschmelzungskernes der Eispore. Wie oben gezeigt, theilt sich der Befruchtungskern von *A. Lepigoni* vor Eintreten des Pilzes in die Winterruhe vielmals mitotisch, sodass alle Albuginaceen den Winter mit Eisporen überdauern, die eine Vielzahl von Kernen zeigen, mag diese Vielzahl nun durch paarweises Verschmelzen zahlreicher Copulationskerne (*A. Bliti*, *Portulacae*) oder durch nachträgliche Theilung eines aus nur zwei Copulationskernen hervorgegangenen Kernes entstanden sein.

Ganz im Gegensatz hierzu, und dies ist angesichts der oben erwähnten Controverse Berlese-Wager besonders hervorzuheben, überstehen die Eisporen der Peronosporeen-Gattungen [1]) den Winter mit einem ungetheilten Verschmelzungskern, der erst bei der Auskeimung in Theilung tritt. Eine innere Ursache für diesen Gegensatz, der dadurch freilich an systematischer Bedeutung gewinnt, vermögen wir umsoweniger anzugeben, als die äusseren Factoren für beiderlei Sporen offenbar genau dieselben sind. (Es sei nur daran erinnert, dass beispielsweise Eisporen von *Albugo candida* und von *Peronospora parasitica* in einer und derselben Wirths-

1) Dies gilt auch, ausser den im Text erwähnten Gattungen, für *Bremia Lactucae*, die im reifen Stadium beobachtet wurde; für eine entwickelungsgeschichtliche Analyse lag leider nicht genügendes Oosporen-Material vor.

pflanze nebeneinander vorkommen können!) Ob hier vielleicht die Vertheilung des Reservematerials in der Oospore, welche bei den Albuginaceen in Form zahlloser, verstreuter Tröpfchen und Kugeln und bei den Gattungen der Peronosporeen in meist einer sehr grossen Kugel neben einigen kleineren stattfindet, also die Raumverhältnisse, von Einfluss sind, oder ob diese Vertheilung erst eine Folgeerscheinung der Kernlagerung und -Zahl ist oder ob endlich zwischen beiden Erscheinungen ein innerer Zusammenhang nicht besteht, bleibe dahingestellt. Retardirte Kernfusionen an sich kennen wir namentlich an Zygophyceen (*Spirogyra,* Desmidiaceen) und wenigen Pilzen [1]) *(Basidiobolus).*

Als systematische Consequenzen, soweit sie in absolut durchgreifenden Unterscheidungsmerkmalen bestehen, ergeben sich somit für die beiden behandelten Familien:

Familie	Conidienabschnürung	Kerne in der befruchteten Oospore
Albuginaceae	kettenweise	zahlreiche
Peronosporaceae	einzeln	einer

Die Peronosporeen bieten, wie nunmehr aus den voranstehenden Untersuchungen ersichtlich, bezüglich der Rolle, die ihre Kerne bei der Befruchtung spielen, ein sehr übereinstimmendes Bild. Angesichts der detaillirten, vorstehenden Mittheilungen erübrigt es sich wohl, hier nochmals auf die kleinen Differenzen, die sich hier und da bemerkbar machen, einzugehen; nur ein Punkt möge hier Erwähnung finden: es ist dies das schwankende Auftreten des Coenocentrons.

Dieses, unseren Pilzen eigenthümliche Gebilde stellt, wie zuerst Stevens überzeugend nachwies, eine an fetten Oel- und Proteïnstoffen besonders reiche Plasmacontraction dar. Durch unsere Untersuchungen hat diese Deutung eine entschiedene Stütze erfahren. Wir konnten in besonders klarer, bisher nicht gelungener Form darthun, wie sich das Coenocentron durch allmähliches Aufsaugen des Ooplasmas bildet, und zwar an einer Form *(Albugo Lepigoni),* bei der es wohl seine höchste Entwickelung erreicht.

1) Zu den diese Erscheinung zeigenden Pilzen gehören wahrscheinlich auch die Mucorineen. Gruber (01) gelang es nicht, in den Zygosporen von *Sporodinia* eine Kernverschmelzung nachzuweisen. Ebenso wenig glücklich war ich bei Untersuchung der Zygosporen von *Mucor heterogamus.*

Wir konnten an derselben Form auch besonders schön eine allmähliche digestive Zertrümmerung nach Aneinanderlegen der Sexualkerne nachweisen. Dass diese Zertrümmerung gerade sofort nach Aneinanderlegen der Sexualkerne stattfindet, beweist, dass ausser der ernährenden Wirkung, welche das Coenocentron 1. in der Periode seiner typischen Ausbildung dem weiblichen Kern und 2. nach seiner Zertrümmerung beiden Sexualkernen gleichmässig angedeihen lässt, auch noch eine directive Rolle bei Vereinigung derselben von ihm ausgeübt wird. Stevens hat diese directive Rolle, welche ihren sichtbarsten Ausdruck in der Anziehung der beiden Geschlechtskerne findet, als eine rein chemotactische Wirkung bezeichnet. Zur Beurtheilung dieses Punktes sind meine Beobachtungen wichtig, dass zu gewissen Zeiten während Eintrittes des männlichen, beziehungsweise weiblichen Kernes in die Oosphäre eine filarplasmatische Strahlung von ihm ausgeht. Dies macht es wohl in hohem Grade wahrscheinlich, dass die directive Rolle des Coenocentrons mehr eine dynamische ist, dass wir in ihm also ein sich zeitweise, aber mit grösster Exactheit bildendes nutritives und dynamisches Centrum des Eies vor uns haben. Ob man ein solches Gebilde als Organoïd der Zelle auffassen will (Swingle, 98), oder seiner vergänglichen Natur wegen nicht, ist vollkommen gleichgiltig. Wenn aber der Vertreter der letztgenannten Anschauung (Trow, 01, 291) das Coenocentron vergleicht mit einem Wirbel im Flusse („whirlpool in a river"), so ist dieser Vergleich entschieden zurückzuweisen, da er den Charakter des unbeständigen, regellosen involvirt. Wie wir aber gesehen haben, stellt sich das Coenocentron mit grösster, programmmässiger Regelmässigkeit ein, zeigt stets die für die betr. Art constante und charakteristische Ausbildung und verschwindet wieder in einer ganz bestimmten Phase der Sexualentwickelung. Eine Bildung bei anderen Pflanzen, mit der es sich vergleichen liesse, ist bisher kaum bekannt geworden. Interessant wäre es vielleicht, näheres über den bei der Einschnürung der äusseren Membran gelegentlich der Sporangienbildung von *Dictydium* von Jahn (01) beobachteten „Knotenpunkt" zu erfahren. — Es würde sich vor allem darum handeln, nachzuweisen, dass in gewissen, biologisch bedeutungsvollen Entwickelungsphasen der Coenocytien morphologisch festlegbare Einheiten des Cytoplasmas hier eine dynamische Rolle spielen, welche denen der vielen Kerne übergeordnet ist. Seinen bedeutungsvollen Ausdruck findet in unserem Falle das gesteigerte harmonische Zusammen-

wirken der zahlreichen Einzelkerne zu einem bestimmten Zweck in der simultanen Theilung derselben, die in anderen Coenocytien desselben Organismus nicht stattfindet. So teilen sich z. B. in der jungen, heranreifenden Conidie die Kerne durchaus succedan, und dasselbe gilt für die schliesslich vielkernige Oospore der *Albugo Lepigoni*.

Uebrigens mag bei dieser Gelegenheit für diejenigen Skeptiker, die seit Erscheinen des verdienstvollen Buches von Fischer (99) überall an fixirten Präparaten Kunstproducte wittern, ausdrücklich hervorgehoben werden, dass ich das Coenocentron an zerdrückten lebenden Oogonen der betr. Stadien als stark lichtbrechenden Körper mit grösster Deutlichkeit gesehen habe. Uebrigens liefern auch ganz andere Fixirungsmittel (z. B. alkoh. und wässerige Sublimatlösungen) dieselben Bilder wie die Chromsäurepräparate.

Es wurde oben nachgewiesen, dass das Coenocentron bei den Gattungen *Sclerospora* und *Plasmopara* fehlt und, wenigstens in den trophischen Funktionen, durch eine unregelmässige, etwas dichtere Anhäufung nährstoffreichen Plasmas, das auch fehlen kann, vertreten wird; sie wurde als Centralplasma bezeichnet. Etwas ähnliches ist auch offenbar das von Trow (01) bei *Pythium ultimum* beobachtete Gebilde der Oosphäre und der „complex aggregate of oils and proteïds" der in Bildung begriffenen Eispore desselben Pilzes.

Was speciell *Pythium* betrifft, so kann über seinen engen Anschluss an die Peronosporeen seit den Beobachtungen von Trow (01) und Miyake (01) kein Zweifel mehr herrschen. Etwas befremdend ist nur die Angabe Trow's, dass die Differenzirung in Oo- und Periplasma erfolgt, während im Eiplasma ein Kern liegen bleibt; nach zweimaliger Karyokinese desselben sollen die drei mehr dem Periplasma nahe gelegenen Tochterkerne in dasselbe einwandern. Diese auffällige Art und Weise, den einkernigen Zustand im Ei herzustellen, würde diese Form mit keiner anderen Peronosporee oder Albuginacee teilen; nur die Thatsache an sich, dass die Oosphäre zu keiner Zeit ihrer Entwickelung frei von Kernen ist, würde eine Parallelerscheinung im Verhalten der *Albugo candida* haben. Indessen hat Miyake für eine andere Art derselben Gattung *(Pythium de Baryanum)* einen ganz normalen Verlauf der „Gürtung" nachgewiesen. Vielleicht wären hieraufhin die Trow'schen Angaben nochmals zu controlliren.

Bezüglich einer anderen charakteristischen Bildung der Peronosporeen, der „Receptivpapille“, wie sie Wager genannt hat, kann ich auf eine frühere Stelle (p. 149) meiner Ausführungen verweisen. Um der dort vertretenen Deutung einen klaren Ausdruck zu geben, möchte ich die Bezeichnung „Perforationspapille“ vorschlagen.

Die interessante Frage, in welchem Zeitpunkt der Entwickelung und wie die chromatische Reduction stattfindet, harrt auch nach den vorstehenden Untersuchungen noch ihrer Lösung. Indessen sei es mir verstattet, hier auf folgendes aufmerksam zu machen: Wager und mit ihm Stevens, auch Trow möchten in der ersten Mitose der Kerne im Antheridium bezw. Oogon die Reductionstheilung sehen. Hiergegen lassen sich aber verschiedene Einwände erheben. Zunächst lehrt der Vergleich dieser Theilungen mit einer unzweifelhaft typischen Karyokinese, wie wir sie z. B. mit Leichtigkeit in den sich entwickelnden Conidien[1]) beobachten, dass von einer Reduction im ersteren Falle keine Rede sein kann. Gelingt es in Folge der übermässigen Kleinheit der Objecte auch nicht mit den stärksten Vergrösserungen, zu absoluter Klarheit bez. der Chromosomenzahl zu kommen, so lässt sich doch so viel erkennen, dass in diesem Falle nicht bloss die Hälfte der Conidien-Chromosomen vorliegt. Viel eher scheint mir für eine Reduction die zweite Theilung in Betracht zu kommen, welche die ♀Kerne (resp. der ♀Kern) innerhalb der Oosphäre vor der Befruchtung durchmachen und welche in den obigen Blättern für zwei Gattungen der Peronosporeen (*Sclerospora* und *Plasmopara*) nachgewiesen wurde, wahrscheinlich aber auch bei *Peronospora* selbst statt hat. Diesem Prozess folgt, wie in hohem Grade wahrscheinlich gemacht werden konnte, die Auflösung des einen Tochterkernes. Die Spindel bietet einen schon des geringeren achromatischen Gehaltes wegen fremdartigen Anblick und lässt die Chromosomen deutlich hervortreten. Diese Theilungen scheinen nur in den drei bei Peronosporeen beobachteten und den zahlreichen bei *Albugo Lepigoni* festgestellten Fällen eine geringere Zahl von Chromosomen zu besitzen (weniger als 4 [?]). Doch sollen auch die Schwierigkeiten einer derartigen Deutung nicht verkannt werden. Zunächst fehlt der Nachweis eines analogen Vorganges beim männlichen Kern,

1) Bei dieser Gelegenheit noch die Bemerkung, dass alle untersuchten Conidien von Albuginaceen und Peronosporeen mehr- (bis 16-) kernig sind, und dass Theilungen der Kerne in allen Phasen des Abschnürungsprocesses, auch noch nach Beendung desselben, erfolgen.

und sodann ist eine Deutung der Eikerntheilung als eines atavistischen Charakters von der vielkernigen Oosphäre her nicht ganz von der Hand zu weisen. Eine definitive Lösung des wichtigen Problems bleibt daher einer mit besseren optischen Hilfsmitteln ausgerüsteten späteren Forschung überlassen.

Sehr schwierig ist auch die biologische Deutung der merkwürdigen Oosphärenentwickelung unserer Pilze. Wir staunen über die durch sie bedingte ausserordentliche Verschwendung von weiblichen Kernen, wie wir sie sonst in der Natur nur am männlichen Zeugungsstoff gewohnt sind. Welchen Sinn die massenhafte Abscheidung dieser Kerne bis auf einen, ja ihre wiederholte Theilung vor derselben hat, ist zunächst ganz räthselhaft, zumal sich eine Betheiligung dieser Kerne etwa an der Membranbildung der Eispore nirgends nachweisen liess. Auch an eine Nahrungszufuhr durch Vermittelung der im Periplasma, also näher der Wirths-Nahrungsquelle liegenden Kerne, ist kaum zu denken, da die zahlreichen Haustorien des jungen Oogons ihre eigenen Kerne besitzen. Soviel ist indessen sicher, dass damit die Energiesphäre des ausgewählten weiblichen Kernes, d. h. dessen Directionskraft über einen um so grösseren Plasmabezirk direct proportional der Menge der ausgestossenen Kerne wächst. Daher vermag sich dieser weibliche Sexualkern auch kurz darauf energisch zu vergrössern, wobei er vom Coenocentron unterstützt wird. Im Gegensatz hierzu haben wir kürzlich einen Fall, wo nicht functionirende Kerne in grösserer Zahl in der Zelle des Sexualactes, ohne aufgelöst oder abgegrenzt zu werden, bestehen bleiben, durch Juel (02) bei *Dipodascus albidus* kennen gelernt.

Die Structurverschiedenheiten des Oo- und Periplasmas sind von Stevens im Sinne der von Strasburger vertretenen Befruchtungstheorie gedeutet worden. Diese baut sich bekanntlich auf Boveri's Anschauungen vom Wesen der thierischen Befruchtung auf (letzte Zusammenstellung derselben vergl. 01). Nach diesen liegt das Wesentliche der Befruchtung weniger in der Kernverschmelzung als darin, dass der des Cytoplasmas ermangelnde männliche Zellkern dem weiblichen die Möglichkeit zur Weiterentwickelung (d. h. zunächst zur Bildung der ersten Spindel) in Gestalt der diesem fehlenden Centrosomen zukommen lässt.

Die unmittelbare Uebertragung dieser durch viele Beobachtungen gestützten Anschauungen auf pflanzliche Objecte war

ausgeschlossen durch das wohl meist gänzliche Fehlen der Centrosomen bei diesen. Strasburger fand im Kinoplasma (den Filarsubstanzen) des männlichen Elementes den Bestandtheil, welcher dem weiblichen Sexualcomponenten fehlt; dieser besitzt dafür die trophoplasmatischen (Alveolar-) Substanzen.

Auch diese Theorie ist durch schöne Beobachtungen schon fast zum Range einer „Lehre" erhoben und auch die Entwickelung der Albuginaceen (namentlich die Differenzirung der Oosphäre, die ihre filarplasmatischen Bestandtheile ins Periplasma schafft, um selbst rein alveolaren Charakter anzunehmen, ferner die an achromatischen Elementen ärmeren Oosphärenspindeln) mag Belege für sie bieten.

Indessen ist doch nicht zu vergessen, dass die Differenzirung bei den eigentlichen Peronosporeen diese Unterschiede der Plasmastructur z. Th. vermissen lässt. Der Hauptgrund jedoch, weshalb ich hierauf zu sprechen komme, ist der, darauf hinweisen zu können, wie unzuverlässig Farben„reactionen" hier sind, wie sie Stevens nicht selten gelten lässt. Bei *Albugo Lepigoni* nämlich färbt sich dasselbe Ooplasma, welches in allen Entwickelungsphasen deutlich seinen alveolar- (tropho-) plasmatischen Charakter erkennen lässt, zu Anfang seiner Differenzirung, wenn die Alveolen klein sind, sehr energisch mit Gentianaviolett, giebt also „Kinoplasmareaction", während es zuletzt, nach dem Anwachsen des Coenocentrons, wodurch es viel weitmaschiger, lockerer wird, mehr Orange G speichert. Es ist also klar, dass hier Dichtigkeitsverhältnisse entscheidend sind. In den meisten Fällen wird allerdings die fädige Structur, z. B. des Periplasmas dichter sein als die schaumige des Alveolarplasmas.

Juel (02) hat in seiner oben erwähnten *Dipodascus*-Arbeit die Differenzirung der Oosphäre als einen Fall freier Zellbildung bezeichnet. Als solche hat man aber bisher immer die Abgrenzung eines gewissen Cytoplasmadistricts um einen bestimmten Kern herum bezeichnet. Wie aber fast in allen Fällen nachgewiesen, haben wir es bei unseren Pilzen mit einer Congregation eines besonderen Plasmabestandtheils in der Mitte eines Coenocytiums zu thun, in welche erst nachträglich ein oder mehrere Kerne einwandern. Man wird daher gut thun, unseren Vorgang um dieses wichtigen Charakters willen nicht mit der freien Zellbildung im Ascus der höheren Pilze zu vergleichen, sondern diese letztere

mit Harper (99) als einen wichtigen Unterscheidungspunkt zwischen den Ascomyceten und den ihre Sporen durch Spaltung des ganzen Sporangiuminhaltes bildenden Phycomyceten anzuerkennen[1]).

Berlin, 3. October 1902.

Nachschrift.

Als diese Mittheilungen bereits dem Drucke übergeben waren, erschien die Arbeit Rosenberg's „Ueber die Befruchtung von *Plasmopara alpina* (Johans.)" (Bih. till k. Svenska Vet.-Akad. Handl. Bd. 28, 1903, Afd. III, No. 10, p. 1—20, mit 2 Taf.). Es freut mich, dass der Verf. meine bereits in der Hedwigia (l. c.) publicirte Angabe über die bedeutungsvolle nochmalige Theilung des weiblichen Sexualkernes vor der Verschmelzung mit dem männlichen bestätigt (Rosenberg, l. c., p. 5 und 14). Dafür, dass sein Vergleich der Kerntheilungen im Oogonium und Antheridium von *Plasmopara* mit der Tetradentheilung bei höheren Pflanzen zutreffend wäre, haben mir meine nachträglich daraufhin revidirten Präparate keinen Anhalt gegeben. Ich vermag daher dieser Homologisirung des genannten Forschers noch nicht beizustimmen; doch fehlen mir leider über die speciell von ihm untersuchte Art Erfahrungen.

Literatur-Verzeichniss.

De Bary (81), Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Pilze. IV. Reihe (1881).

Berlese (98), Ueber die Befruchtung und Entwickelung der Oosphäre bei den Peronosporeen (Jahrb. f. wiss. Botan., XXXI, 1898, 159).

Boveri (01), Das Problem der Befruchtung (Verhandl. der Gesellsch. deutsch. Naturf. u. Aerzte, 73. Versamml. zu Hamburg, 1901, 44).

Davis (00), The fertilization of *Albugo candida* (Botan. Gazette, XXIX, 1900, 297).

Fisch (85), Ueber das Verhalten der Zellkerne in fusionirenden Pilzzellen (Botan. Centralbl. XXIV, 1885, 221).

---

1) Gegen diese Unterscheidung Harper's erhebt Brefeld („Ueber Pleomorphie und Chlamydosporenbildung bei den Fadenpilzen. I. Niedere Pilze, Phycomyceten" in LXXIX. Jahresber. der schles. Gesellsch. f. vaterländ. Kultur, 1901/02) Protest, da er bei verschiedenen Sporangien, so namentlich bei *Mucor mucilagineus,* nach der Conidienbildung reichliches Epiplasma beobachtet hat.

Fischer (92), *Phycomycetes* (Rabenhorst's Kryptogamenflora von Deutschland, Bd. I, Abth. IV).
— (99), Fixirung, Färbung und Bau des Protoplasmas (Jena 1899).
Gruber (01), Ueber das Verhalten der Zellkerne in den Zygosporen von *Sporodinia grandis* Link (Ber. d. Deutsch. botan. Gesellsch., XIX, 1901, 51).
Harper (99), Zelldivision in sporangia and asci (Ann. of Bot. XIII, 1899, 467).
Hartog (95), On the cytology of the vegetative and reproductive organs of the *Saprolegnieae* (Trans. Roy. Irish Acad. XXX, 1895, pt. 17).
Jahn (01), Myxomycetenstudien: 1. *Dictydium umbilicatum* Schrad. (Ber. d. Deutsch. botan. Gesellsch. XIX, 1901, 97).
Juel (02), Ueber Zellinhalt, Befruchtung und Sporenbildung bei *Dipodascus* (Flora IXC [Ergänzungsbd. zu Jahrg. 1902], 47).
Miyake (01), The fertilization of *Pythium de Baryanum* (Ann. of Botany, XV, 1901, 653).
Nawaschin (99), Beobachtungen über den feineren Bau und Umwandlungen von *Plasmodiophora Brassicae* Woron. im Laufe ihres intracellularen Lebens (Flora LXXXVI, 1899, 404).
Ruhland (01), Zur Kenntniss der intracellularen Karyogamie bei den Basidiomyceten (Botan. Zeitung LVIII, 1901, 187).
Stevens (99), The compound oosphere of *Albugo Bliti* (Botan. Gazette, XXVIII, 1899, 149).
Stevens (01), Gametogenesis and fertilization in *Albugo* (Botan. Gazette, XXXII, 1901, 77).
Swingle (98), Two new organs of the plant cell (Botan. Gazette, XXV, 1898, 110).
Trow (95), The karyology of *Saprolegnia* (Ann. of Botan., IX, 1895).
— (99), Observations on the biology and cytology of a new variety of *Achlya americana* (Ann. of Bot., XIII, 1899, 131).
— (01), Observations on the biology and cytology of *Pythium ultimum* n. sp. (Ann. of Bot., XV, 1901, 269).
Wager (89), On the nuclei of *Peronospora parasitica*, and on their behaviour during the formation of the oospore (Ann. of Bot. IV, 1889, 127).
— (96), On the structure and reproduction of *Cystopus candidus* Lev. (Ann. of Bot. X, 1896, 295).
— (00), On the fertilization of *Peronospora parasitica* (Ann. of Bot., XIV, 1900, 263).

Figuren-Erklärung.

Alle Figuren sind nach Präparaten, die nach dem Flemming'schen Dreifarbenverfahren behandelt waren, gezeichnet. Ueber die Fixirung vergl. die Einleitung; wo nicht ausdrücklich anders bemerkt, ist Chromessigsäure verwandt. Das Beobachten und Zeichnen geschah unter Anwendung von Zeiss' Apochr. 3 mm und Compensat.-Oc. 8 mm — 18 mm.

Tafel II.

Figur 1—16. *Albugo Lepigoni.*

Figur 1. Junges Oogon; die Kerne in Vorbereitung zur ersten Mitose; um dieselben sammelt sich das spätere Ooplasma.

Figur 2. Antheridium mit angrenzendem Oogonstück, welches die Receptivpapille zeigt.

Figur 3. Junges Oogon während des Differenzirungsprocesses. Die Kerne meist in Anaphase.

Figur 4. „Gürtungsstadium" des Oogons. Die Oosphäre frei von Kernen, welche in Metaphase im Periplasma liegen. Coenocentron im Beginn der Entwickelung.

Figur 5. Weiteres Stadium der Coenocentronentwickelung. Die Oosphäre verliert allmählich von der Mitte her ihre dichte Structur. Kerne noch nicht alle im Periplasma.

Figur 5a. Coenocentron nahezu vollendet, nur noch von einer dünnen, stark färbbaren, noch nicht verdichteten Plasmazone umhüllt.

Figur 6. Der weibliche, schon angewachsene Kern liegt dem strahlenden Coenocentron an, auf welches auch der männliche Kern zuwandert. Structur des Periplasmas stark fädig.

Figur 7. Coenocentron mit dem mittels spitzen, kurzen Fortsatzes anliegenden weiblichen Kern.

Figur 8. Aehnliches Stadium wie Fig. 6. Coenocentron ohne Strahlung; Fig. 10 stellt einen dazugehörigen Serienschnitt dar.

Figur 9. Dem Coenocentron liegt der weibliche Kern in Mitose an; ferner ist noch ein („potentieller") weiterer anliegender Kern zu sehen. Von (in der Figur) oben her wandert der männliche Kern ein.

Figur 10. Als Serienschnitt zu Fig 8 gehörig; Befruchtungsschlauch des Antheridiums, welcher den männlichen Kern entlassen hat, sichtbar.

Figur 11. Die beiden Sexualkerne sind in das degenerirende Coenocentron eingetreten. Kerne des Periplasmas sehr chromatinarm.

Figur 12. Etwas älteres Stadium; die Sexualkerne verschmolzen.

Figur 13. Spindel des Befruchtungskernes. Umrisse des degenerirenden Coenocentrons immer noch sichtbar.

Figur 14. Befruchtungsspindel.

Figur 15. Structur der reifen Oospore.

Figur 16. Teratologischer Fall. Befruchtung ausgeblieben. Zwei Pectinkugeln gebildet.

Figur 17—22. *Peronospora Alsinearum.*

Figur 17. Perforationspapille mit coenocentronartigem Körper.

*Figur 18. „Gürtungsstadium". Im Periplasma noch Mitosen. Coenocentron im Ooplasma mit leuchtender Zone und Strahlung.

*Figur 19. Etwas weiteres Stadium. Der weibliche Kern wandert ins Ooplasma.

*Figur 20. Reife Oospore. Nur ein Theil des Exospors gezeichnet.

*Figur 21. Nahezu reife Eispore, noch ohne reichliche Reservestoffe.

Figur 22. Ein Theil der Wandung der reifen Eispore.

Tafel III.

Figur 23—36. *Sclerospora graminicola.*

Figur 23. Erste Karyokinese im Oogonium.

Figur 24. „Gürtungsstadium".

* bezeichnet, dass das Präparat mit der schwächeren Flemming'schen Lösung fixirt und mit Wasserstoffsuperoxyd entschwärzt war.

Figur 25. Antheridium mit anliegendem Theil des undifferenzirten Oogons.

Figur 26. Eintritt des ♂ Kernes in die den ♀ Kern enthaltende Oosphäre.

Figur 27. ♀ Kern am „Centralplasma".

Figur 28. ♂ Kern in der Nähe des ♀ Kernes.

Figur 29. Etwas weiteres Stadium.

Figur 30. Theilung des ♀ Kernes vor der Befruchtung.

Figur 30a. Desgl.

Figur 31. Die beiden Sexualkerne mit Theil der Oospore.

*Figur 32. Desgl.

Figur 33. ♂ Kern abnormer Weise fast unvermittelt in die Oosphäre eintretend.

Figur 34. Stück der reifen Oospore, ohne Inhalt.

*Figur 35. Ein vollständiges, etwa Fig. 31 entsprechendes Bild.

Figur 36. Etwas jüngeres Stadium.

Figur 37—47. *Plasmospara densa.*

*Figur 37. Junges Oogon mit Receptivpapille und Antheridium.

Figur 38. Differenzirungsprocess im Oogon.

Figur 39. ♂ und ♀ Kern soeben nebeneinander gelagert.

Figur 40. Aehnlich wie vorher, stärker vergr.

Figur 41. Fast reife Oospore.

Figur 42. Verhältniss der Membranen im Reifezustand.

Figur 43. Etwas jüngeres Stadium als in Fig. 41. Periplasma nahezu aufgesogen. Erste Reservestoffansammlungen.

Figur 44. Abnorm frühe Verschmelzung der Sexualkerne.

Figur 45. Reife Eispore.

Figur 46 (auf der Taf. irrthümlich als 48). Abnormer Fall. Das Oogon enthält mehrere Eisporen und eine Oosphäre.

Figur 47. Abnormer Fall. Befruchtung ausgeblieben.

Abhängigkeit der Sauerstoffausscheidung belichteter Pflanzen von äusseren Bedingungen.

Von

Enrico Pantanelli.

Mit Tafel IV—V und 9 Textfiguren.

I. Wirkung intensiven Lichtes bei constantem CO_2-Gehalte der Umgebung.

1. Historisches.

Der erste, der eine Beziehung zwischen Lichtintensität und Sauerstoffausscheidung belichteter grüner Pflanzen feststellte, war Corenwinder[1]). Bei Sachs finden wir die Angabe, dass Pflanzen von *Tropaeolum majus* bei täglicher Exposition mehr an Trockensubstanz in den Morgenstunden als in den Nachmittagsstunden gewannen[2]). Die erste specielle Arbeit über diese Frage stammt von Wolkoff[3]). Diese Arbeit, sowie die später auf diesem Gebiete bis 1883 erschienenen sind von Reinke[4]) klar besprochen und kritisirt worden, sodass ich auf seine historische Skizze für das Verständniss des folgenden und für methodische Einzelheiten verweisen kann. Indessen möchte ich aus eigener Erfahrung einige Bemerkungen hier hinzufügen.

Bei Wolkoff (l. c.) blieb die gewählte stärkste Lichtintensität weit hinter dem Sonnenlichte zurück, weshalb seine Schlüsse im Verhältniss zur Lichtintensität, die die Pflanzen im Freien ertragen, einen nur relativen Werth besitzen, und in der That haben spätere

1) Corenwinder, Recherches sur l'assimilation du carbone par les feuilles des végétaux, Ann. d. Phys. et Chemie, 1858, p. 339.

2) J. Sachs, Experimentalphysiologie der Pflanzen, 1865, p. 21—22.

3) A. v. Wolkoff, Wirkungen des Lichtes von verschiedener Intensität auf die Ausscheidung der Gase durch Wasserpflanzen. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. V, 1866, p. 1.

4) Reinke, Untersuchungen über die Einwirkung des Lichtes auf die Sauerstoffausscheidung der Pflanzen. Botan. Zeitung, 1883, p. 697.

Studien nachgewiesen, dass eine so genaue Proportionalität zwischen Lichtintensität und photosynthetischer Thätigkeit bei Lichtstärken, welche sich der des Sonnenlichtes nähern, nicht existirt.

Van Tieghem[1]) gelangte mit einer Petroleumlampe als Lichtquelle zu demselben Resultat. Doch ist es nicht einzusehen, warum dieser Forscher seine Versuche nur während der Nacht ausführte, nachdem seine Pflanzen Tags dem directen Sonnenlichte ausgesetzt worden waren. Die Angabe Van Tieghem's, der Gasstrom aus einem *Elodea*-Spross habe mehrere Stunden im Dunkeln angehalten, beruht gewiss auf einer Täuschung.

An Landpflanzen arbeitete mit gasometrischer Methode N. J. C. Müller[2]). Mit Reinke (l. c.) kann ich der gasanalytischen Methode in Bezug auf diese Frage einstweilen vorwerfen, dass die individuellen Verschiedenheiten und die längere Zeit der Exposition keinen vergleichenden Schluss gestatten. Um diesen Uebelstand zu vermeiden, brachte Müller seine kleinen Versuchsröhrchen gleichzeitig an verschiedene Punkte des Lichtconus, wodurch ein grober Fehler entstand, weil die Versuchspflanzen auf dieselbe Lichtachse gestellt werden müssen. Uebrigens hat Müller eine Sonnenlichtintensität auch nicht überschritten. Doch zeigten diese Versuche schon, dass die erwähnte Proportionalität höheren Lichtintensitäten fehlt.

Prianischnikoff (1876 ?) und Famintzin exponirten die Pflanzen in unbedeckten oder mit Papier umwickelten Probirröhrchen dem directen Sonnenlichte[3]) und bestimmten dann die entwickelten Gasmengen. Auf die vielen Fehler, die aus solcher grober Versuchsanstellung entstehen, brauche ich nicht einzugehen. In der That ist aus diesen Versuchen kein deutliches Resultat zu entnehmen.

Die irrigen Ansichten Pringsheim's[4]) sind durch Reinke (l. c.) genügend widerlegt worden[5]). Andererseits sind die Versuche von

1) Van Tieghem, Respiration des plantes submergées à la lumière d'une bougie; lieu de formation des gaz. Compt. rendus, 1869, LXIX, p. 482—486.

2) N. J. C. Müller, Botanische Untersuchungen, Bd. I, p. 3 u. ff. (1872), und p. 374—376 (1874).

3) A. Famintzin, De l'influence de l'intensité de la lumière sur la décomposition de l'acide carbonique par les plantes, Ann. d. scienc. nat. (6), X, 1880, p. 67. Hier sind auch die unveröffentlichten Beobachtungen Prianischnikoff's mitgetheilt.

4) Untersuchungen über Lichtwirkung und Chlorophyllfunction. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XII, 1881, p. 374.

5) Vergl. auch Pfeffer, Physiologie, I, 1897, p. 325.

Pringsheim über die Wirkungen concentrirten Sonnenlichtes sehr interessant, zumal weil sie beweisen, dass Chlorophyll ebenso gut intra vitam oxydirt werden kann, wie in vitro, was Wiesner (1877) einige Jahre vorher genauer studirt hatte[1]).

Wir sehen, dass in dieser Frage seit Wolkoff kein bedeutender Fortschritt gemacht worden war. Nun kam Reinke (l. c.), indem er die Versuchsanstellung Wolkoff's und Müller's glücklich combinirte, zu dem Resultat, dass die Proportionalität zwischen Lichtintensität und Gasausscheidung nur für unter dem Optimum bleibende Intensitäten zutrifft, während die Steigerung der entsprechenden Curve gegen das Optimum zu schon abnimmt, und jede ultraoptimale Zunahme des Lichtes keine Erhöhung, wohl aber auch keine Verminderung der Sauerstoffausscheidung mehr bewirkt. Im Brennpunkt der Linse trat momentaner Stillstand des Gasblasenstromes ein, wohl unter Zerstörung des Chlorophylls, wie das Aussehen und die mikroskopische Beobachtung ergaben. Zweitens wurde von Reinke festgestellt, dass die Blasen an Sauerstoff um so reicher sind, je ausgiebiger der Strom ist, was gegen Pringsheim's Schlüsse und zu Gunsten unserer Methodik spricht. — Nun hatte die betreffende Curve durch Reinkes Studien eine seltsame Form erhalten. In der That zeigen fast alle physiologischen Curven einen ultraoptimalen oder ultramaximalen Abfall, der auf eine Schädigung des Organismus oder der specifischen Organe u. s. w. leicht zurückzuführen ist. Die Versuche Reinke's sind jedoch nicht ganz einwandsfrei. Wie aus vorliegender Arbeit hervorgehen wird, war die Zeit des Aufenthaltes in jeder Station des Apparates zu kurz, um zu sehen, ob die Sauerstoffausscheidung auch in minder concentrirtem Lichte als im Brennpunkt eine Verminderung erfährt.

Timiriazeff hat ebenso beobachtet[2]), dass die fragliche Curve nur bis zu einer gewissen Lichtintensität steigt, die noch schwächer als die des Sonnenlichtes ist, da er aber eine Sonnenlichtintensität auch nicht überschritten hat, so trifft seine Arbeit, die übrigens kein neues Factum zu Tage bringt, unsere Frage nicht. Indessen möchte ich auf einige recht auffallende Angaben Timiriazeff's hinweisen: Die Exposition dauerte in der ersten Versuchsreihe

1) Wiesner, Beziehungen zwischen Licht und Chlorophyll. Wiener Akademie, LXIX, 1874, p. 49.

2) Comptes rendus, 1889, CIX, p. 379—382.

(Wasserpflanzen) nur 1′, was aber zu wenig ist, um eine sichere Analyse des aufgefangenen Gasquantums zu vollführen; gegen thermische Wirkungen des Lichtes war die Pflanze nicht geschützt, und doch handelte es sich in der zweiten Versuchsreihe um Landpflanzen; in der Versuchsreihe mit Wasserpflanzen wurden einzelne Blätter von *Potamogeton lucens* angewandt, sodass es mit Recht zu bezweifeln ist, ob das grosse Blatt bei der Kleinheit der Sammellinse (die optische Bank soll nur 2 m lang gewesen sein) und des davon entworfenen Lichtconus ein gleich intensives Licht auf allen seinen Punkten erhielt. Ausserdem wurde in den Versuchen mit unbenannten Landpflanzen der Fehler Müller's wiederholt, die Probirröhrchen gleichzeitig in den verschiedenen Stationen zu exponiren. — Timiriazeff erklärt die von ihm beobachtete Erscheinung dadurch, dass die Blätter über ein gewisses Quantum hinaus keine Lichtenergie mehr absorbiren können. Wie bekannt[1]), ist die Hypothese Timiriazeff's u. A., nach der die Assimilationsenergie von der absorbirten Lichtmenge abhängt, auch trotz der neueren Arbeit Richter's[2]) noch unbewiesen und unnöthig.

Sehr interessant und principiell wichtig sind die Arbeiten Ewart's. In der ersten[3]) exponirte dieser Forscher verschiedene Wasser- und Landpflanzen dem directen Sonnenlicht und fand, dass z. B. bei *Elodea canadensis* nach zwölfstündiger Exposition die Sauerstoffentwickelung bei scheinbar unveränderter Farbe der Chloroplasten stark herabgedrückt oder vollständig sistirt war, doch genügten zwei Stunden Aufenthalt in diffusem Tageslichte, um eine mehr oder minder lebhafte CO_2-Zersetzung wieder zu erwecken. In anderen Pflanzen waren dagegen oft die Chloroplasten nach der Exposition im Anfangsstadium der Entfärbung und zeigten keine CO_2-zersetzende Thätigkeit mehr, die nach Uebertragung in diffuses Licht langsam wieder zurückkehrte. Endlich ergaben mehrere Landpflanzen noch ungünstigere Resultate, indem die Sauerstoffausscheidung unter diesen Bedingungen erst ganz aufhörte, als die Chloroplasten für immer ihre specifische Thätigkeit eingebüsst

1) Pfeffer, Physiologie, I, 1897, p. 332.

2) A. Richter, Recherches sur l'absorption de l'énergie lumineuse et la photosynthèse dans les feuilles vertes, Révue gener. de Bot., XIV, 1902, 15. April. Vergl. dazu das Referat von Czapek in der Botan. Zeitung, 1902, p. 369.

3) A. J. Ewart, On assimilatory inhibition in chlorophylleous plants, Journ. of the Linn. Soc., 1896, p. 439—443.

hatten, was meist mit langsam eintretendem Tode der Zellen verbunden war.

Es muss uns auffallen, dass solche extreme Wirkungen schon durch das Sonnenlicht hervorgerufen sein sollen; thermische Wirkungen dürften in diesen Versuchen eine grosse Rolle gespielt haben, weil kein genügendes Abwehrmittel angewandt war. Ausserdem ist in dieser Frage das Verfahren, verschiedene Blätter hintereinander auf ihre Fähigkeit zu prüfen, als ein ziemlich trügerisches zu bezeichnen; können doch nicht alle Blätter eines Sprosses oder Zweiges mit demselben Winkel dem einfallenden Licht exponirt werden und variirt doch die Neigung der Sonnenstrahlen continuirlich. Ausserdem wurde die mögliche Veränderung des Chlorophylls nicht ermittelt. Also ist aus diesen Versuchen nicht schlechthin zu entnehmen, dass durch Insolation eine echte Inactivirung der plasmatischen Thätigkeit der Chloroplasten ohne Zersetzung des Chlorophylls stattfindet.

Nicht ganz eindeutig sind die späteren Befunde Ewart's[1]), nach denen Blätter von tropischen Pflanzen am natürlichen Standorte entweder eine normale Assimilationsthätigkeit im Sonnenschein entfalten, oder sich, wenn sie bei starker Insolation in Profilstellung überzugehen pflegen, verfärben unter irreparablem Verlust der CO_2-zersetzenden Fähigkeit, wenn sie an ihren paraheliotropischen Bewegungen verhindert sind. Tropische Schattenpflanzen zeigten meist das zuletzt erwähnte Verhalten, in einigen soll jedoch eine transitorische Inactivirung beobachtet sein. Wiederum dürften thermische Wirkungen, wie Ewart selbst (p. 444—445) betont, an diesen Erscheinungen weitgehend betheiligt gewesen sein.

Nachher hat sich Ewart mit Einwirkung concentrirten Sonnenlichtes beschäftigt[2]). Die Versuchsanstellung war dieselbe wie bei Pringsheim[3]). Um die Erwärmung des mikroskopischen Präparates zu vermeiden, die bekanntlich sehr rasch die zarten *Elodea*-Blätter tödtet, wurde in einigen Fällen Alaunlösung eingeschaltet, was wir mit Benecke[4]) als ungenügend betrachten müssen. In der That konnte Ewart nur extreme Wirkungen studiren, wie das

1) The Effects of tropical Insolation, Annals of Botany, XI, 1897, p. 439.

2) The Effects of Cold and Sunlight upon aquatic plants, Annals of Botany, XII, 1898, p. 379.

3) Chlorophyllfunction und Lichtwirkung. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XII, 1879, p. 288.

4) Botan. Zeitung, 1899, p. 25—26.

Erlöschen der Protoplasmaströmung und der Sauerstoffausscheidung und die Entfärbung der Chlorophyllkörper, wobei er überhaupt nichts Neues fand. Doch sind seine Versuche über Inactivirung durch Insolation hier vielleicht besser als in den früheren Publicationen, weil ein und dasselbe Blatt untersucht wurde. In den meisten Fällen ging aber die Assimilationsfähigkeit unter Entfärbung der Chloroplasten zu Grunde. — Im allgemeinen ist in Bezug auf diese Frage kein Versuch Ewart's genügend einwandsfrei, um nachzuweisen, dass Herabsetzung der CO_2-zersetzenden Leistung ohne entsprechende Zerstörung des Chlorophylls möglich ist[1]).

Nach diesem historischen Rückblick sehen wir, dass die Frage der Einwirkung intensiven Lichtes auf die CO_2-Zersetzung durch grüne Pflanzen noch einer eingehenden Behandlung würdig war, nicht nur, um die Form der entsprechenden Curve sicher festzustellen, sondern auch um das weitere Ziel zu verfolgen, womöglich eine Trennung der Reactionen des plasmatischen Stroma und des Chlorophyllfarbstoffes im Chloroplasten zu erreichen.

2. Methodisches.

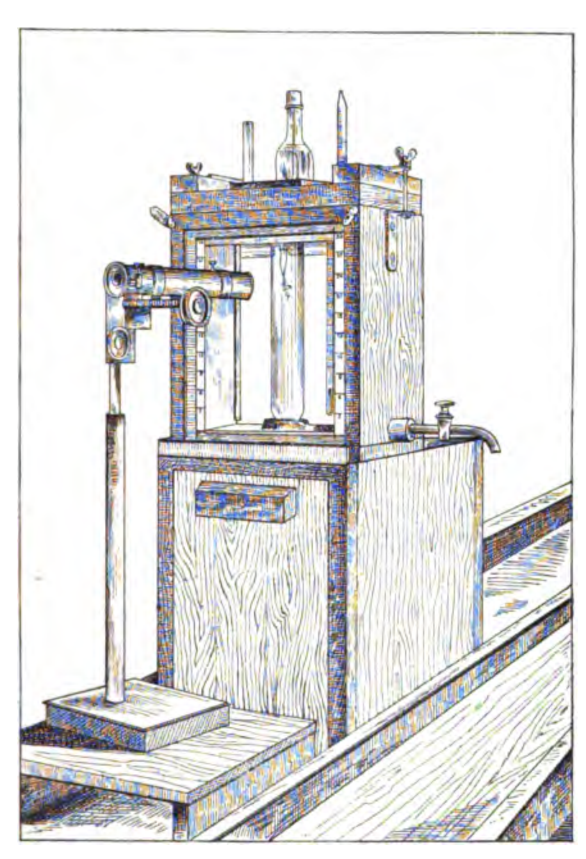
Die Wahl der Methode war leicht. Die Vorzüge der Gasblasenmethode für diese Frage sind von Reinke (l. c.) genügend geschildert worden, sodass ich auf eine nähere Kritik hier verzichten kann. Als Object diente zu diesen Versuchen hauptsächlich *Elodea canadensis*, die wegen ihrer Kleinheit gestattet, reich beblätterte, nicht über 1 cm lange Sprossspitzen anzuwenden. Ausserdem wurden viele Versuche mit *Ceratophyllum demersum* und *Potamogeton crispus*, einige mit *Zannichellia palustris* angestellt. Die Stengelchen wurden nicht nur mit einem scharfen Rasirmesser quer geschnitten, sondern der Querschnitt wurde auch mit einer Nadel gestochen und zerfetzt. Thatsächlich ist oft erst auf diesem Wege ein ausgiebiger Strom zu bekommen.

Um den Fehler, welcher aus dem Wechsel des Blasendurchmessers im Verlaufe des Versuches zuweilen entsteht, wenigstens

---

1) Neuerdings hat Tréboux gefunden (Flora 1903, XCII, 65), dass bei Anwendung von Auerlicht die Blasenausscheidung exact proportional mit der Lichtintensität variirt. Die Beleuchtung von zwei Auerlampen ist jedoch immer sehr viel schwächer ls Sonnenlicht, sodass dieses Resultat von Tréboux (warum dieser Autor von Lichttimum spricht, ist nicht einzusehen) an die Seite der älteren Wolkoff's, Reinke's d. A. zu stellen ist.

zu verringern, wurden die Blasen nicht nur mit blossem Auge, sondern auch mit Hülfe eines scharfen Horizontalmikroskopes (Fig. 1) beobachtet. Die Beobachtung mit dem Horizontalmikroskope[1]) gestattet manchmal die Zählung sehr schnell folgender



Figur 1.
Behälter, wo die Versuchspflanzen untergebracht waren. Das eingesteckte Rohr diente nur in den Versuchen mit wechselndem CO_2-Gehalte. Der Holzklotz, auf dem der Behälter beruht, verschiebt sich auf den Schienen. Horizontalmikroskop zur Messung der Blasengrösse. — Die Pappschirme sind weggenommen, um das Innere des Behälters zu zeigen.

Blasen, die mit unbewaffnetem Auge nicht zählbar sind. Ich bemerke aber, dass eine absolute Genauigkeit auch durch diese verbesserte Methode nicht erreicht wird, zumal die starken Reflexionen und

1) Die mikroskopische Beobachtung und Messung der Gasblasen ist von Kohl zum ersten Mal angewandt worden (Die assimilatorische Energie der blauen und violetten Strahlen des Spectrums, Ber. d. botan. Ges., XV, 1897, p. 111—126).

[illegible]

[illegible]

[illegible]

[illegible]

(1) [illegible]

(2) [illegible]

Alles das erhebt natürlich keinen Anspruch auf mathematische Genauigkeit, doch ist es für unsere Zwecke ausreichend exact und jedenfalls nimmt die Genauigkeit mit der Grösse der Sammellinse zu.

Auf diese Weise hatte ich einen Apparat zur Verfügung, der mir die Frage mit grösserer Genauigkeit zu studiren gestattete, als es bei meinen Vorgängern geschehen war. Doch lag eine unvermeidliche Fehlerquelle in der Abnahme der Lichtintensität in den Nachmittagsstunden. Da dieser Fehler nicht auszuschliessen war, musste ich ihn in Betracht ziehen. Es ist klar, dass eine stetige photometrische Messung der Sonnenlichtintensität unmöglich ist. Ich benutzte als empfindlichstes Photometer die Pflanze selbst. Bei einigen hinter einem Schirme aus mattgeschliffenem Glase im Sonnenlicht gehaltenen Controllpflanzen wurden die Blasen von Zeit zu Zeit (besonders als die Versuchspflanzen unerwartete Rhythmusänderungen zeigten) in der Station 1 des Apparates (um die Aenderung des Incidenzwinkels auszuschliessen) gezählt. Im allgemeinen pflegt die Intensität des Sonnenlichtes in den Mittagsstunden kaum zu variiren, beginnt aber nach 1 Uhr Nachm. schon abzunehmen, doch ziemlich unregelmässig, wie aus folgenden Beispielen zu ersehen ist.

Elodea-Controllpflanzen. Einheit: 10 Blasen.

22. April	15. Mai	29. Mai	2. Juni	3. Juni
1,10 Nm. 10″	1,30 Nm. 25″	1,32 Nm. 5″2 9″2	12,50 M. 16″ 3″6	1,30 Nm. 17″2 14″4
1,44 „ 16″	2,25 „ 30″	1,53 „ 5″ 10″4	1,14 Nm. 8″5 3″	2,10 „ 24″ 13″
2,32 „ 11″6	3,40 „ 35″	2,37 „ 9″2 14″8	2,0 „ 12″8 3″4	2,30 „ 19″6 12″5
3,20 „ 8″4	4,45 „ 50″	3,0 „ 9″8 17	2,54 „ 16″ 3″8	3,0 „ 20″8 10″4
3,42 „ 9″4	—	3,35 „ 8″6 15″6	3,34 „ 18″ 4″	3,80 „ 21″6 16″
4,0 „ 10″2	—	4,45 „ 18″ 34″	4,0 „ 30″ 6″2	4,0 „ 24″6 18″5
4,37 „ 16″	—	—	4,30 „ 52″ 11″	—
5,5 „ 20″	—	—	—	—

Individuelles Verhalten der Pflanze beeinflusst stark die Messungen; doch genügen schon diese Controllmessungen, um eine Vorstellung der Amplitude der Lichtschwankungen in jedem beliebigen Augenblick zu gewinnen, was mit anderen Methoden unmöglich wäre. Ist ja die Pflanze für Lichtdifferenzen viel empfindlicher als unsere Netzhaut.

Bei vollkommen heiterem Himmel und ziemlich trockener Luft können wir eine Idee des Dispersionsgrades der Luft auch auf rechnerischem Wege bekommen.

Es ist hier nicht der Ort, auf die mathematische Ausführung einzugehen; es wird genügen, wenn ich sage, dass diese Methode auf folgendem Principe beruht. Man kann mit Hülfe von in jeder meteorologischen Station zur Verfügung stehenden Tabellen die gelesene Uhr in Grade des Abstandes der Sonne vom Zenith in jedem beliebigen Augenblicke eines bestimmten Tages umrechnen. Darnach ist es relativ leicht, die Höhe der Sonne über dem Horizont in jenem Moment zu berechnen. Sind wir in Besitz dieses letzten Werthes, so können wir ohne weiteres in den Tabellen Müller's[1]) nachsuchen, welcher Dispersionsgrad dem gefundenen Winkel entspricht.

3. Allgemeines Verhalten der Chloroplastenthätigkeit gegenüber dem Wechsel der Lichtintensität.

Indem ich nunmehr dazu übergehe meine Resultate mitzutheilen, betone ich nochmals im voraus, dass nur die Ergebnisse der Versuche mit Brunnenwasser in diesem Abschnitte zur Besprechung kommen. Im folgenden Abschnitt werden wir sehen, welche Aenderungen der Reactionsthätigkeit der Chloroplasten das Variiren des CO_2-Gehaltes bewirkt.

Um eine richtige Vorstellung des Reactionsmodus der Chloroplasten gegenüber dem Lichtwechsel in den ultraoptimalen Lichtintensitäten zu gewinnen und besonders um zu erfahren, wie die jeweilige Pflanze individuell reagierte, habe ich meine Aufmerksamkeit immer auf das Verhalten in infraoptimalen Lichtintensitäten gewendet.

Nun habe ich gefunden, dass die Curve nur ausnahmsweise (z. B. bei *Elodea* nur in 3,7 % Versuchsreihen) dieselben Werthe beim Aufsteigen wie beim Niedergang annimmt, was bei Reinke die Regel war. Das ist auf mehrere Ursachen zurückzuführen.

Wird die Pflanze von stärkerem zu schwächerem Lichte verschoben, so pflegt die Blasenausscheidung den der neuen Station

1) G. Müller, Photometrie der Gestirne, 1897, p. 135.

entsprechenden Werth nicht sofort anzunehmen, sondern sie braucht immer eine mehr oder minder lange Weile dazu und zwar wird die Ausscheidung durch die Abnahme des Lichtes in den ersten Augenblicken (zuweilen bis zu einigen Minuten) entweder zu sehr herabgedrückt oder zu hoch gehalten. Der erste Fall ist der häufigste (s. die Durchschnittscurven), der zweite kommt verhältnissmässig selten (im Durchschnitt 21,2 %[1]) und in besonders kräftigen Pflanzen zum Vorschein.

Andrerseits, wenn die Pflanze nach stärkerem Lichte verschoben wird, bleibt die Blasenausscheidung entweder eine Weile zu niedrig (26,2 %) oder aber sie wird zunächst zu hoch und stellt sich erst dann auf den neuen Werth ein (in den meisten Fällen).

Ausserdem zeigt die aufsteigende Curve zumeist grössere Werthe als die fallende und vollständige Verdunkelung bewirkt, besonders wenn die Pflanze vor der Verdunkelung ein nur schwaches Licht genoss, meist eine Verlangsamung des Tempo, wohl durch beginnende capillare Verstopfung der Austrittswege mit Wasser. War dagegen die Pflanze durch intensives Licht schon ermüdet, so gestattet die Verdunkelung zuweilen eine gewisse Erholung, die aber ebenfalls zu einer Rhythmusänderung führt. Aus diesen Gründen sind auch kurze Verdunkelungen, wie sie bei Reinke üblich waren, besser zu vermeiden. Ausserdem darf man auch daran denken, dass alle diese Erscheinungen im Grunde durch den individuell variablen Widerstand zu erklären sind, den die anatomischen Dispositionen dem schnellen Ausgleich der Gasspannungen entgegensetzen; nun bleibt dieser durch individuelle Dispositionen bedingte Widerstand derselbe, ob die Pflanze vor dem Wechsel verdunkelt wurde oder nicht.

Ich habe mich bei diesen Kleinigkeiten aufgehalten, weil sie im ultraoptimalen Lichtgebiete zu Täuschungen führen können, wenn sie nicht gebührend berücksichtigt werden.

Gegenüber grösseren Lichtsprüngen reagirt die Pflanze nicht proportional, sondern es fällt bei diesen Lichtsprüngen die Zunahme resp. die Abnahme der Thätigkeit nicht so stark aus, wie bei der stufenweise durchgeführten Verschiebung.

---

1) Alle diese Erscheinungen sind bei solchen Pflanzen, wie *Elodea* und *Ceratophyllum*, die kleine und schnell folgende Blasen ausscheiden, besser als bei *Potamogeton* und *Zannichellia* zu beobachten; doch reagiren die letzteren auch in demselben Sinne.

4. Lage des Optimums.

Reinke schliesst aus seinen Versuchen, das Optimum liege bei Sonnenlichtintensität oder in der Nähe, bald ober- bald unterhalb; übrigens bleibt die Lichtintensität nach Reinke's Resultaten von der Station $^1/_1$ nach oben hinaus immer eine optimale, weil die Schnelligkeit der Blasenausscheidung mit der Zunahme der Lichtconcentration keine Aenderung erfuhr. Famintzin und Kreusler[1]) meinen dagegen, das Optimum liege im Schatten und nach Timiriazeff ist die optimale Lichtintensität ungefähr die Hälfte der des Sonnenlichtes. — Die extremen Wirkungen, die Ewart verfolgte, nämlich die Verfärbung der Chloroplasten und die völlige Sistirung der Sauerstoffausscheidung, sollen mit der Zeit in *Elodea* und *Chara* schon durch Sonnenlicht hervorgerufen werden.

Es leuchtet ja ein, dass zunächst all diese Feststellungen je nach der angewandten Pflanze richtig sein können. Ich habe solche Unterschiede auch gefunden, z. B. waren *Elodea*-Pflanzen aus meinem Aquarium im Anfang des Frühlings gegen das grelle Sonnenlicht ziemlich widerstandsfähig, während im Juni *Elodea*-Pflanzen des Botan. Gartens im Sonnenschein starben. Doch handelt es sich dabei um ein ökonomisches Lichtoptimum für die Gesammtthätigkeit der Pflanze, das mit dem Lichtoptimum für die CO_2-Assimilation nicht zusammenzufallen pflegt[2]).

Ausserdem bin ich nach meinen Erfahrungen gezwungen, in der betr. Curve das Optimum vom Maximum zu trennen. Als Optimum betrachte ich eine Lichtintensität, bei der die Pflanze Gasblasen mit einer maximalen, aber durch eine beliebige Zeit constanten Geschwindigkeit ausscheidet. Nach dieser Definition hat das Optimum wirklich die Bedeutung einer Bedingung, bei welcher die Chloroplasten eine maximale Leistung ohne Ermüdung (Schädigung, Inactivirung) entwickeln können. Dagegen ist das Maximum jene Lichtintensität, die zunächst eine maximale Gasentwickelung hervorruft, die aber nach einer mehr oder minder kurzen Frist die Chloroplasten zur Ermüdung bringt. Ich spreche allgemein von Ermüdung, um die Causalfrage zunächst nicht zu berühren; diese Ermüdung kommt natürlich als Verlangsamung des Stromes zum Vorschein. — Die Verlangsamung tritt entweder in

1) V. Kreusler, Ueber eine Methode zur Beobachtung der Assimilation und Athmung der Pflanzen. Landwirthsch. Jahrbücher, 1885, p. 913—965.

2) Pfeffer, Physiologie, 1897, I, p. 343.

derselben maximalen Lichtstärke secundär ein, oder erst mit der Zurückbringung der Pflanze in eine schwächere Lichtintensität primär ein.

Dieses eigenthümliche Verhalten lässt es ohne weiteres verstehen, warum in den Messungen Reinke's, die rasch ausgeführt wurden, maximale Leistung als optimal angesehen wurde. In der That habe ich gelegentlich dasselbe Resultat bei *Elodea* bekommen, als ich die Pflanze schnell durch die maximalen Lichtstärken verschob; doch bleibt es auf diese Weise unentschieden, ob die Thätigkeit wirklich insgesammt optimal bleibt; wir haben doch schon gesehen, dass ein Plus an Steigerung der Ausscheidung beim Verschieben nach stärkerem Lichte auch in infraoptimalen Lichtintensitäten eine häufige Erscheinung ist.

Das Lichtoptimum für die Blasenausscheidung ist bei einer Lichtstärke schon erreicht, die bei *Elodea* zumeist $^1/_4$ des Sonnenlichtes beträgt oder etwas mehr. Oft lag das Optimum bei $^1/_1$ oder zwischen $^1/_1$ und $^4/_1$, also im Sonnenlichte, wenn wir die geringe Lichtabsorption im Lichtapparat respectiren wollen[1]). Bei *Zannichellia* lag das Optimum in meinen Versuchen zwischen $^1/_4$ und 1, bei *Potamogeton crispus* meist bei 1, bei *Ceratophyllum* 1—$^1/_4$. — Die Anwesenheit grosser Mengen Kohlensäure bewirkt eine Verschiebung des Optimums, wie wir im folgenden sehen werden.

Wir bemerken, dass die optimale Intensität überschritten ist, wenn die Ausscheidung trotz einer eventuellen maximalen Steigerung nach und nach verlangsamt wird. In diesem Falle ist die ultraoptimale Herabsetzung der Thätigkeit secundär und ich muss gestehen, dass dieses der häufigste Fall ist. Indessen ist auch eine primäre ultraoptimale Verlangsamung nicht selten zu beobachten; in diesem Falle fehlt ein vom Optimum getrenntes Maximum, was besonders bei reicher CO_2-Zufuhr die Regel ist.

Da in meinen Versuchen, wie in denen Reinke's, eine thermische Schädigung ausgeschlossen war, was übrigens auch im natürlichen Standorte der submersen Wasserpflanzen der Fall sein soll, so ist es wohl zu verstehen, warum das Lichtoptimum für die CO_2-

1) Directe Messungen mit meinen Pflanzen zeigten, dass das Sonnenlicht in den meisten Fällen dieselbe Ausscheidung wie eine zwischen 1 und $^1/_4$ befindliche Lichtstärke hervorrief. War jedoch die $^1/_1$-Lichtstärke schon ultraoptimal, so fiel die Thätigkeit im Sonnenlichte noch mehr. Andererseits habe ich zuweilen beobachtet, dass die Blasenausscheidung nach einer solchen Exposition im directen Sonnenlichte relativ gesteigert war; die Ursache dieser günstigen Wirkung des Sonnenlichtes ist nicht leicht fassbar, doch ist es z. B. denkbar, dass die Linsen eine geringe Menge günstiger Strahlen absorbiren.

Zersetzung höher gefunden wurde als in den früheren Versuchen mit Landpflanzen oder in den Versuchen Ewart's mit mikroskopischen Präparaten.

5. Lage des Maximums.

Man pflegt oft als Maximum jenen Cardinalpunkt zu bezeichnen, dessen Ueberschreitung die vollständige Erlöschung der betreffenden Thätigkeit mit sich bringt. Da ich, wie oben gesagt, im vorliegenden Falle die Bedeutung dieses Terminus anders aufgefasst habe, dürfte es gestattet sein, bei der Lichtstärke, die vollkommenen Stillstand der Sauerstoffausscheidung hervorbringt, von Lichtultramaximum für die photosynthetische Thätigkeit zu sprechen, weil in der That nur dieser Bezeichnung eine extreme Bedeutung zukommt, wie ihr Erfinder Engelmann deutlich betont.

Die Lage des Maximums ist ziemlich schwankend und von mehreren äusseren Bedingungen abhängig. Zumeist liegt es zwischen $^4/_1$ und $^9/_1$, doch häufig bei $^{16}/_1$ oder sogar bei $^{25}/_1$. Die actuelle Sonnenlichtintensität und der CO_2-Gehalt der Umgebung spielen dabei eine grosse Rolle, wie wir in Bezug auf den letzten Umstand s. Z. sehen werden.

Die Lage des Ultramaximums aufzusuchen hatte für mich keinen Zweck. Pringsheim (1879—1881), Reinke (1883) und Ewart (1896—1898) haben schon untersucht, was bei ultramaximaler Lichtstärke stattfindet. In meinen Versuchen trat ein Stillstand nur zweimal ein, und zwar in einem Falle bei $^{25}/_1$, im anderen bei $^{36}/_1$. Dass der Stillstand auf dieselben Ursachen wie die ultraoptimale Verlangsamung zurückzuführen ist, erscheint schon wahrscheinlich, doch werden wir über den causalen Zusammenhang später sprechen.

6. Wirkungen der ultraoptimalen Lichtintensitäten.

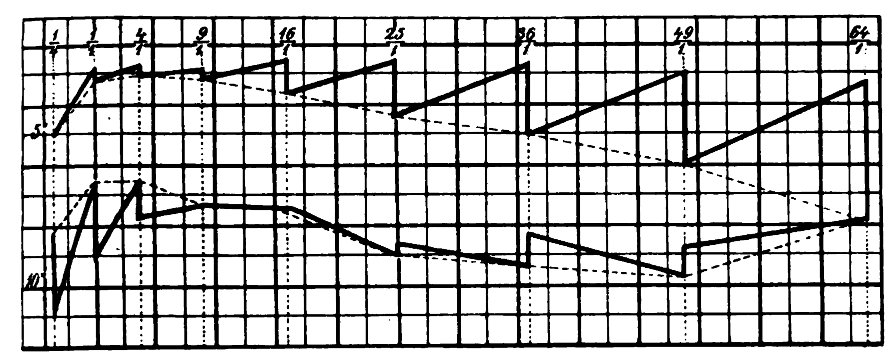
Die ultraoptimale Verlangsamung der Gasausscheidung ist wohl häufig mit einer besonderen Ermüdung der Chloroplasten verknüpft, die durch eine excessive Erniedrigung der Thätigkeit beim Zurückbringen in niedere Lichtstärken bemerkbar wird, wie aus den Durchschnittscurven ersichtlich ist. Doch pflegt das nicht immer der Fall zu sein, und auch eine Erholung bei der Rückkehr auf optimale Intensitäten ist zuweilen deutlich zu beobachten[1]).

---

1) Wahrscheinlich sind alle diese Erscheinungen von Reinke wegen der kurzen Expositionszeit in jeder Station übersehen worden.

Wenn ich von Ermüdung spreche, darf man nicht denken, dass ich die Erscheinungen im Thiermuskel oder -nerven und die im Pflanzenchloroplasten als identisch ansehe; ich brauche diese Bezeichnung nur provisorisch, um den causalen Zusammenhang zunächst unerörtert zu lassen. — Es ist auch nicht zu leugnen, dass solche Ermüdung schon in der Inactivirung Ewart's zum Vorschein kommt, falls eine solche bei der Insolation wirklich stattfindet, was, wie oben betont, durch die Versuche Ewart's noch nicht endgültig bewiesen ist.

Nun lehrt eine nähere Betrachtung, dass ein Vergleich der Muskelermüdung mit der Chloroplastenermüdung nicht ganz sinnlos ist, weil in beiden Fällen das functionelle Gleichgewicht durch



Figur 2.
Durchschnittliche (22 Versuche) Ermüdungs- und Erholungscurve.
Elodea canadensis. Brunnenwasser; mittlerer CO_2-Gehalt: gr. 0,03 % = 15 Vol.-%.
Einheit: 10 Blasen. Aufenthalt in jeder Station: 3', ohne Verdunkeln.

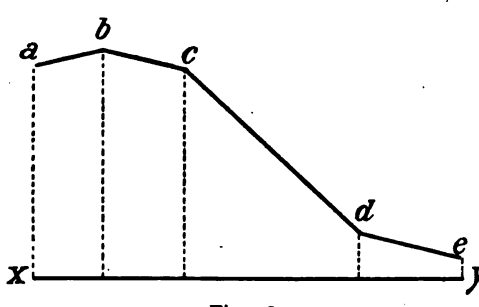
nicht mehr reversibel gemachte chemische Umlagerungen und Veränderungen in den specifischen Organen selbst dauernd gestört ist[1]).

Werfen wir einen Blick auf die Zusammenstellung bei der obenstehenden Curve, so erkennen wir, dass die ermüdenden Chloroplasten eine stetige Zunahme des Reizes erfordern, um die Thätigkeit auf einer bestimmten Höhe zu halten[2]). Findet diese Zunahme des (ultraoptimalen) Reizes nicht statt, so sinkt die Thätigkeit fortwährend (s. unten) und sie würde gewiss mit der Zeit bis zur vollständigen Erlöschung herabgedrückt werden. Ohne diesen extremen Fall zu berücksichtigen, dürfen wir zugestehen, dass die

1) Bekanntlich sind einige physikalische Veränderungen im ermüdenden Muskel, wie Spannungsänderungen, osmotische Störungen u. s. w. Effecte und keine Ursachen der Ermüdung.

2) Eine Verification des (Weber-) Fechner'schen Gesetzes darf man bei solchen Erscheinungen kaum erwarten, wie schon Pfeffer (Physiologie, 1881, I, p. 209) hervorhob.

Curven der Muskel- und der Chloroplastenermüdung eine gewisse Aehnlichkeit zeigen; doch bleibt zumeist ein Unterschied, wie natürlich, zu erwarten, weil die Muskelthätigkeit sozusagen eine intermittirende ist, indem jede Contraction von einer Pause gefolgt ist, während die Chloroplasten, soweit die Lichtintensität constant bleibt, continuirlich arbeiten, und ausserdem die zu Grunde liegenden chemischen Processe durchaus verschieden sind.



Figur 3.
Curve der Ermüdung eines isolirten Muskels (schematisch).

Der Muskel pflegt nämlich seine Thätigkeit bei einer ultraoptimalen Inanspruchnahme zunächst anschwellen zu lassen, und erst nach Erreichung einer gewissen Schwelle beginnt die Lähmung, wie aus nebenstehender Curve zu ersehen ist[1]).

Dagegen entwickelt der continuirlich beleuchtete Chloroplast seine erhöhte oder verminderte Thätigkeit gewöhnlich gleich mit der Zunahme des Lichtes, sodass die Phase der Anschwellung in jeder Lichtstation fehlt, was folgender directer Versuch deutlich zeigt.

Elodea canadensis.

Continuirliche Beleuchtung; Brunnenwasser. Bei jeder Station verfliesst zwischen der 1. und 2. Messung 1′, zwischen der 2. und 3. 2′, zwischen der 3 und 4. 4′, zwischen der 4. und 5. 8′. Die Pflanze bleibt also 15′ in jeder Lichtstation. — Einheit: 10 Blasen (22. Juni 1902).

1/4	1	4/1	9/1	16/1	25/1	36/1	49/1	64/1
12″								
12″ 4	9″ 8							
12″ 2	8″ 8	8″ 8						
12″ 2	9″	9″	10″ 3					
12″ 4	9″ 2	9″ 4	10″ 6	11″ 6				
	9″ 2	9″ 9	10″ 8	12″	13″ 3			
		10″ 3	11″ 2	12″ 7	13″ 8	15″		
			12″	13″ 2	14″ 2	15″ 5	19″	
				13″ 6	14″ 8	16″ 6	21″ 1	23″
					15″ 5	17″ 6	22″ 3	24″ 8
						19″ 4	24″ 3	28″ 3
							24″ 8	32″ 5
								36″ 8

1) Einer Zusammenstellung von Joteyko, Révue générale sur la fatigue musculaire, Année psychologique, 1898, p. 1, entnommen. Vergl. übrigens die klassischen Abhandlungen von Mosso und seinen Schülern, sowie die Lehrbücher der Thierphysiologie.

Wir dürfen aber nicht vergessen, dass bei continuirlicher Beleuchtung die Chloroplasten ununterbrochen arbeiten müssen; ahmen wir die Verhältnisse im Muskel nach, indem wir das intensive Licht intermittirend einwirken lassen, so erhalten wir eine Curve, die von der der Muskelermüdung ihrer Gestalt nach kaum zu unterscheiden ist.

Elodea canadensis.

Brunnenwasser. 1′ Beleuchtung und 1′ Verdunkelung. Jede Messung gleich nach der Entfernung des Schirmes ausgeführt. — Einheit: 10 Blasen (25. Juni 1902).

1/4	1	4/1	9/1	16/1	25/1	36/1	49/1	64/1
8″								
8″ 2	7″							
8″	6″ 8	5″ 8						
8″	6″ 4	5″ 6	5″ 2					
8″ 2	6″ 4	5″ 2	4″ 8	5′ 2				
	6″ 6	5″ 4	4″ 9	5″ 2	5″ 4			
		5″ 7	5″ 4	5″	5″ 2	6″		
			5″ 4	5″ 4	5″ 4	5″ 8	6″ 6	
				5″ 8	5″ 9	5″ 7	6″ 3	7″
					6″ 4	6″	6″ 8	6″ 8
						6″ 8	7″ 2	6″ 5
							7″ 5	7″
								7″ 8

In diesem Falle ist die Analogie mit der Muskelermüdung vollständig. Das kann kaum befremden, es handelt sich ja in beiden Fällen um protoplasmatische Reactionen gegen Zuwachs der specifischen Inanspruchnahme.

Eine Ermüdung ist bei den Chloroplasten immer zu sehen, in Brunnenwasser wie in CO_2-armem oder -reichem Wasser, doch gestaltet sich die Ermüdungscurve bei abnormalem CO_2-Gehalte etwas anders, wie wir s. Z. sehen werden. Ich brauche kaum hervorzuheben, dass die Ermüdung nach Ueberschreitung des Maximums stärker als nach Einwirkung eines inframaximalen Lichtes ist. Summirt sich mit den beiden noch eine innere Schwäche der Pflanze, dann sinkt die Rückkehrcurve aus höheren Lichtintensitäten natürlich um so tiefer.

Die Erholung tritt um so baldiger und ausgiebiger ein, je kürzere Zeit die Exposition dauerte und je schwächer die angewandte Lichtintensität war; doch spielen die Kräftigkeit der Pflanze und der CO_2-Gehalt der Umgebung dabei eine grosse

Rolle. Auf diese Verhältnisse, die zum Theil durch Ewart (1896) schon bekannt sind, brauche ich nicht näher einzugehen. Es wird später auseinandergesetzt werden, was bei abnormalem CO_2-Gehalte und Gegenwart von Salzen passirt.

7. Ursächliches.

Wir haben im vorhergehenden Paragraphen gesehen, dass die Ermüdung im thierischen Muskel und im Pflanzenchloroplast ungefähr denselben Gesetzen gehorcht; es fragt sich nun, ob auch die Ursachen in beiden Fällen ähnlich sind. Im Muskel ist die Lähmung der Thätigkeit durch die Ansammlung besonderer Substanzen bewirkt, die man allgemein als ponogene zu bezeichnen pflegt, und die meist, wie die Fleischmilchsäure, bei dem noch dunklen Process der Muskelcontraction selbst gebildet werden. Ihr Auftreten ist also normal: ihre Ansammlung hemmt die Thätigkeit des Muskels. Hat dieser die Möglichkeit, von dem schädlichen ponogenen Körper befreit zu werden, dann setzt die Erholung ein.

Da in Bezug auf die Ermüdung und Erholung der Chloroplast sich ähnlich wie der Muskel verhält, erscheint es zunächst wahrscheinlich, dass auch im ermüdenden Chloroplasten Substanzen sich ansammeln, die eine weitere Entfaltung der specifischen Thätigkeit verhindern.

Von Thatsachen kennen wir auf diesem Gebiete nur folgendes: Eine selbstregulatorische Hemmung mag durch Anhäufung der Assimilate herbeigeführt werden, wie Versuche von Boussingault[1]) Saposchnikoff[2]) und Ewart[3]) dargethan haben. Dies wird besonders bei gasometrischen Versuchen mit einzelnen Blättern von Landpflanzen der Fall sein, nicht aber bei meinen Versuchen, die relativ kurz dauerten; und die stetige Zunahme der Thätigkeit durch Zufuhr grösserer (nicht ultraoptimaler) Mengen Kohlensäure deutet bestimmt darauf hin, dass keine hemmende Anhäufung stattgefunden hat.

War die Ansammlung hemmender Substanzen nicht die Ursache der Ermüdung der Chloroplasten, so blieb es noch übrig

1) Boussingault, Etude sur les fonctions des feuilles, in Agronomie u. s. w., IV, 1868, p. 303.

2) Saposchnikoff, Eine Reihe von diesbezüglichen Mittheilungen in den Ber. d. Deutsch. botan. Ges., Bd. IX (1890), X (1891), XII (1893).

3) Assimilatory Inhibition, p. 429.

anzunehmen, dass die ultraoptimale Verlangsamung der Sauerstoffausscheidung durch eine Schädigung der specifischen Organe bewirkt wird, z. B. durch eine proportional steigende Zerstörung des Chlorophyllfarbstoffes.

Es ist altbekannt, dass in intensivem Lichte die Chloroplasten verblassen, und im besonderen hat Reinke gefunden (l. c.), dass die plötzliche Einstellung der Sauerstoffausscheidung im Focus einer Sammellinse von einer vollständigen Bleichung der Chloroplasten begleitet ist. Aehnliches hat Ewart beobachtet[1]), für uns aber ist es von einem gewissen Interesse, dass Keeble[2]) eine schwächere (minder concentrirte oder alterirte?) Chlorophylllösung aus horizontal dem directen tropischen Sonnenlichte ausgesetzten *Amherstia*-Blättern als aus den entsprechenden in natürlicher Stellung hängenden Blättern gewonnen hat.

Ich theile hier als Beispiel einen Versuch mit, der zeigt, dass die sichtbare Chloroplastenentfärbung bei dem ultramaximalen Stillstand der Sauerstoffausscheidung nur als extremer Enderfolg einer allmählich tiefer greifenden Wirkung anzusehen ist.

Elodea-Pflanzen wurden am 21. September 1902 am später zu beschreibenden eudiometrischen Trichterrohr befestigt und im Lichtapparat in derselben Weise wie bei den Versuchen mit den einzelnen Spitzen untergebracht. Auf diese Weise war die Lichtintensität für jede Pflanze und jedes Blatt constant gehalten und gleichzeitig konnte man die Gasblasen zählen und die ausgeschiedenen Gasmengen messen. Ich gebe hiermit meine Versuche ausführlich wieder:

I. Sechs *Elodea*-Spitzen, etwa 5 cm lang.

12,– Uhr Mittag.	Station 1/4.	5	Blasen	in	5″ 8
12,17 „ „	„	„	„	„	6″
12,23 „ „	„	„	„	„	5″ 8
12,52 „ „	„	„	„	„	6″

Ausgeschiedene Sauerstoffmenge: 0,7 ccm.

Die Pflanzen wurden herausgenommen und sofort unter dem Mikroskope beobachtet; das Aussehen war ganz normal, nur die Plasmaströmung hatte hier und da aufgehört, doch waren die

1) Ewart, Assimilatory Inhibition, 1896, 429 u. ff.

2) Th. Keeble, The Hanging foliages of certains tropical trees, Annals of Botany, 1895, IX, p. 63.

Chloroplasten in der Zelle normal zerstreut. Im Dunkeln wurde das Chlorophyll aus sämmtlichen sechs Sprossen sogleich extrahirt; das Spectrum war ganz normal (Spectrum 1, Taf. V).

II. Sechs *Elodea*-Pflanzen, möglichst gleichgross wie die vorigen.

1,—	Uhr Nachm.	Station 1.	5 Blasen in	5″
$1,^{35}$	„ „	„	„ „ „	5″
$1,^{52}$	„ „	„	„ „ „	5″

Ausgeschiedene Sauerstoffmenge: 0,8 ccm.

Die Pflanzen behandelt wie oben. Plasmaströmung fast überall sistirt; Chloroplasten noch nicht aggregirt. Farbe u. s. w. normal. Chlorophyllspectrum normal.

III. Sechs *Elodea*-Pflanzen, w. o.

2,—	Uhr Nachm.	Station $^4/_1$.	5 Blasen in	3″ 9
$2,^{15}$	„ „	„	„ „ „	4″ 2
$2,^{28}$	„ „	„	„ „ „	4″ 9
$2,^{39}$	„ „	„	„ „ „	5″ 6
$2,^{45}$	„ „	„	„ „ „	6″ 8
$2,^{52}$	„ „	„	„ „ „	8″

Ausgeschiedene Sauerstoffmenge: 0,6 ccm.

Plasmaströmung sistirt; Chloroplasten in centrale Klumpen angehäuft, scheinbar normal grün. Das Alkoholseparat des Alkoholauszuges zeigt normales Carotinspectrum; aus dem Benzinseparat wird dagegen das auf Tafel V, No. 2 gezeichnete Spectrum gewonnen, wo die Bänder II und IV ganz verschwunden sind, während Band III sehr schwach, fast unsichtbar geworden ist. Dieses Benzolseparat sah durch den fast vollständigen Verlust der Fluorescenz auch verfärbt aus; wie später noch erörtert werden wird, scheint besonders die Fluorescenz an die Anwesenheit der schwachen Bänder gekettet zu sein.

Wir sehen, dass, trotzdem hier von einem completten Stillstand der Sauerstoffausscheidung keine Rede sein kann, doch schon eine Zerstörung des Chlorophylls eingesetzt hatte, was neben den Stellungsänderungen der specifischen Organe zu der Herabsetzung der CO_2-zersetzenden Thätigkeit gewiss beigetragen hatte.

Es ist nämlich ausser Zweifel, dass die systrophische Aggregation der Chloroplasten und die gleichzeitige Hemmung der Proto-

plasmaströmung eine gewisse Rolle bei der ultraoptimalen Verminderung der Sauerstoffausscheidung spielen. Wie durch Frank[1]) und Stahl[2]) bekannt, sind die phototactischen Bewegungen der Chlorophyllkörner durch die Plasmaströmung oder mindestens durch eine gewisse Plasticität des Protoplasmas ermöglicht. Nun habe ich, wie schon Pringsheim (l. c.) und Ewart[3]), immer beobachtet, dass die Plasmaströmung, die bei *Elodea* bekanntlich sehr rege ist, durch Ueberschreitung eines gewissen Lichtoptimums, das mit dem Optimum für die CO_2-zersetzende Thätigkeit meist zusammenfällt, doch öfters etwas niedriger liegt, bald zum Stillstand gebracht war; die Chloroplasten hatten jedoch schon meist eine systrophische Stellung (Aggregation in einen centralen Klumpen) angenommen. Es leuchtet ein, dass die inneren Chloroplasten in diesem Klumpen ein ziemlich gedämpftes Licht erhalten, sodass die Sauerstoffausscheidung abnimmt; kommt anfangende Zersetzung des Chlorophylls in den äussersten, mehr exponirten Chloroplasten des Klumpens noch hinzu, dann sinkt natürlich die Thätigkeit noch mehr. Da die Plasmaströmung oft mehrere Stunden (zuweilen 1—2 Tage) nach Uebertragung in günstigere Bedingungen sistirt bleibt und die Chloroplastenbewegungen an die Möglichkeit einer Plasmaverschiebung gekettet sind, dürften wir erwarten, dass eine Erholung erst dann eintritt, wenn das Protoplasma seine Bewegungen wieder aufnimmt. Es scheint aber aus Beobachtungen Ewart's[4]) hervorzugehen, dass die Protoplasmaströmung eher als die Sauerstoffausscheidung wieder erweckt wird, während andererseits ich immer beobachtet habe, dass eine Erholung der CO_2-zersetzenden Thätigkeit ohne Aufhebung der cytoplasmatischen Starre stattfinden kann, und jedenfalls fährt unter diesen Bedingungen die Blasenausscheidung, obwohl mehr oder minder geschwächt, immer fort, so weit das Lichtultramaximum für die CO_2-Zersetzung nicht getroffen worden ist.

Immerhin spielt die klumpige Aggregation der Chloroplasten gewiss eine grosse Rolle bei der ultraoptimalen Abnahme der

1) B. Frank, Ueber die Veränderung der Lage der Chlorophyllkörner und des Protoplasmas in der Zelle und deren innere und äussere Ursachen. Jahrb. f. wiss. Botan., VIII, 1872.

2) E. Stahl, Ueber den Einfluss von Richtung und Stärke der Beleuchtung auf einige Bewegungserscheinungen im Pflanzenreiche. Botan. Zeitung 1880.

3) Effects of Cold and Sunlight upon aquatic plants. Annals of Botany, 1898, XII, p. 385.

4) Assimilatory Inhibition, 1896, p. 439; Effects of Cold and Sunlight, p. 385.

Sauerstoffausscheidung, während die Ermüdungs- und Erholungserscheinungen damit ganz unaufgeklärt bleiben, soweit dieselben von einer Wiederaufnahme der Protoplasmaströmung nicht begleitet werden. Man darf andererseits nicht vergessen, dass alle Erfahrungen über die Wirkungen des Lichtes auf chlorophylllose Protoplasmamassen dafür sprechen, dass die plasmatische Unterlage der Chlorophyllkörner für sich selbst durch das intensive Licht geschädigt werden kann, und in der That sind die Ermüdungserscheinungen gewiss auf protoplasmatische Reactionen zurückzuführen.

Denn von einer entsprechenden Wiederbildung des thatsächlich zerstörten Chlorophylls in einer so kurzen Frist, wie z. B. in meinen Versuchen über Ermüdung u. s. w. kann vernünftiger Weise keine Rede sein[1]). Ich habe ausserdem meine Pflanzen nach den Versuchen sorgfältig in diffusem Lichte gehalten und täglich wieder beobachtet. Aus diesen Beobachtungen ging hervor, dass die einmal entfärbten Chloroplasten nie ihre frühere Farbe wiedergewinnen, und je nach der Stärke der Einwirkung können sie partiell entfärbt weiter bestehen oder vom umgebenden Cytoplasma verdaut werden. Eine Wiederbildung des Chlorophyllfarbstoffes kann also unter diesen Bedingungen niemals stattfinden. Als Consequenz gingen meist die Blätter, wenn sie stark angegriffen waren, sowie die ganzen Sprossspitzen in einigen Tagen zu Grunde, während in einzelnen Fällen nur die Blätter oder die einzelnen Zellen ab-

1) Indessen sprechen einige, übrigens wenig kritische Beobachtungen dafür, dass in gewöhnlichem Sonnenlichte vergilbte Chloroplasten ihre normale Farbe wieder anzunehmen vermögen. Ich verweise in dieser Beziehung auf die Zusammenstellung bei Kohl, Untersuchungen über Carotin, 1902, p. 102 ff. Nach colorimetrischen Messungen und sonstigen Beobachtungen dieses Autors soll nicht nur das Chlorophyll, sondern auch das Carotin durch intensives Licht in entsprechendem Maasse zerstört und dann im Schatten regenerirt werden. Es ist vielleicht eine Frage der Intensität des angewandten Lichtes; jedenfalls muss ich mich demgegenüber etwas skeptisch verhalten, weil meine Erfahrungen ganz andere sind. Man darf aber nicht vergessen, dass schon ausgewachsene, durch verschiedene Ursachen an einer normalen Chlorophyllbildung verhinderte, oder ihres normalen Chlorophyllgehaltes beraubte Chromatophoren die Fähigkeit der Chlorophyllregeneration manchmal behalten, wie mehrere albicante und chlorotische Pflanzen lehren. Uebrigens ist bei den ersteren das Vermögen, Chlorophyll zu regeneriren, nur ausnahmsweise vorhanden. Im allgemeinen muss man jedoch auf diesem Gebiete sehr vorsichtig vorgehen, weil das Fehlen einer Chlorophyllregeneration über die farbstoffbildende Fähigkeit der Chromatophoren in allen denjenigen Fällen nichts aussagen kann, wo bei normaler Grösse und Gestalt der Chromatophoren vielleicht nur einige Bedingungen zur Chlorophyllregeneration nicht erfüllt sind.

starben, die im Lichte am meisten gelitten hatten. Junge Blätter sind im allgemeinen besser als alte zu retten, was übrigens nicht immer zutrifft.

Dabei ist zu berücksichtigen, dass die Sauerstoffproduction auch in jenen Blättern und Sprossen, die vom Licht heftig angegriffen waren und die endlich zu Grunde gingen, wieder zuzunehmen pflegte, obwohl sie bis zur früheren Höhe nie wieder anschwoll. Man muss aber diese Thatsache etwas kritisch betrachten und nicht schlechthin auf eine einfache Inactivirung des Chromatophorenplasmas ohne Veränderung des Chlorophyllfarbstoffes schliessen. Denn eine Zerstörung des Chlorophylls findet thatsächlich statt und eine entsprechende Regeneration desselben ist nie zu beobachten, während die obige Erholung und die charakteristischen Ermüdungserscheinungen eine Mitwirkung des Plasmas plausibel erscheinen lassen, obwohl die Wiederaufnahme der Protoplasmabewegung und die daran geknüpfte Umlagerung und bessere Unterbringung nicht oder wenig geschädigter Chloroplasten zur Erholung, die erst nach mehreren Stunden eintritt, beitragen kann.

Uebrigens scheint mir der ganze Streit über die Verantwortlichkeit des Chloroplastenplasmas oder des Chlorophyllfarbstoffes in diesen Erscheinungen nicht ganz gerechtfertigt zu sein. Dieser Streit rührt von der Annahme her, das Chlorophyll liege im Chlorophyllkorn als etwas vom plasmatischen Stroma morphologisch Getrenntes. Das ist aber bloss eine Vermuthung früherer Autoren und die Granatheorie selbst ist ganz hypothetisch[1]). Dagegen spricht kein Factum gegen die Auffassung, nach welcher das Chlorophyll mit den übrigen eiweissartigen Bestandtheilen des Chloroplasten molekular verbunden ist, sodass bei der Insolation und den übrigen Fällen nur eine Gesammtschädigung des Chloroplasten und keine gesonderte Schädigungen des Farbstoffes oder des Plasmas zu sehen wären, die thatsächlich nach den vorliegenden Erfahrungen immer streng parallel gehen, während die Reparation noch sehr fraglich und vielleicht auf mangelhafte Methoden zurückzuführen ist.

---

1) In der That habe ich z. B. bei meinen Studien über panachirte Pflanzen immer das Umgekehrte gesehen, nämlich farblose Proteïnkörner in einem grünen Stroma. Ausserdem ist die Randzone der Chloroplasten meist intensiv grün.

II. Wirkung intensiven Lichtes bei wechselndem CO_2-Gehalte der Umgebung.

1. Methodisches.

Die Methode des Gasblasenzählens, die genaueste für vergleichende Versuche mit verschiedener Lichtintensität, -Qualität u. s. w., versagt jedoch, wenn man untersuchen will, in wie weit die CO_2-zersetzende Thätigkeit vom CO_2-Gehalte der Umgebung abhängt. Im allgemeinen sollen die Wasserpflanzen zu diesen Versuchen ungeeignet sein, weil die austretenden Gase mit den im umgebenden Wasser gelösten sich mischen. Man kann jedoch in folgender Weise auch mit Wasserpflanzen befriedigende Resultate erzielen.

Zunächst ist es unmöglich, eine wässerige CO_2-Lösung mit constantem CO_2-Gehalte zu erhalten. Ich experimentirte zuerst mit aus Marmor und H_2SO_4, HNO_3 und HCl in der üblichen Weise dargestellter Kohlensäure, doch war es auf diesem Wege nicht möglich, trotz der Anwendung bester Gasentwickler, schnell eine gesättigte CO_2-Lösung zu erhalten. Vergegenwärtigt man sich nun, dass es mir wesentlich darauf ankam, bei derselben Pflanze in wenigen Stunden den CO_2-Gehalt mehrfach zu variiren, so ist ohne weiteres klar, dass auf diese Weise kein befriedigendes Resultat zu erzielen war.

Ich benutzte mit grossem Vortheil ein ziemlich gut hergestelltes, sogenanntes „Acqua di Seltz“, das mir von der Firma Testi in Modena geliefert wurde. Diese übersättigte CO_2-Lösung war mit demselben Grundwasser hergestellt, das in meinen Aquarien circulirte und das ich für die Versuche ohne CO_2-Zusatz benutzte, das nach früheren Analysen meines Vaters[1]) auf 1000 g enthält: Schwefelsäure 0,0832 g, Chlor 0,0233 g, CaO 0,1924 g, MgO 0,0521 g, SiO_2 0,0073 g, bei 120° fester Rückstand 0,7830 g. Freie Kohlensäure 18,55 Vol.-‰.

Dieses Verfahren wurde von mir in Anwendung gebracht, um nur einen Factor, nämlich den CO_2-Gehalt, variiren zu lassen. Ausserdem wurde destillirtes Wasser mit Rücksicht auf seine Giftigkeit in meinen sämmtlichen Versuchen (mit Ausnahme der

1) D. Pantanelli, Memorie dell'Accademia delle Scienze di Modena, Serie III, 1898, p. 167.

mit K_3PO_4) absichtlich vermieden. — Vor dem Gebrauch wurde jene übersättigte CO_2-Lösung ausgegossen und stark ausgeschüttelt, um die überschüssige Kohlensäure möglichst zu entfernen. Uebrigens ergaben die Analysen fast immer einen um 1—2 % höheren Werth als den erwarteten, was gerade vortheilhaft war. Das „Acqua di Seltz“ wurde mit bestimmten Mengen CO_2-freien, nach Barytzusatz klar bleibenden Brunnenwassers auf die gewünschte (s. unten) Concentration verdünnt. Die so erhaltene CO_2-Lösung war nicht im grossen Behälter, sondern in 200 ccm fassenden, gut gestöpselten Röhren untergebracht, die dann in das Wasser des Behälters eingetaucht wurden, um die Reflexion auf ihren Wänden möglichst zu verringern, wie aus Fig. 1 ersichtlich. Dass diese Versuchsanstellung ausreichend genau war, wurde durch Vorversuche bewiesen, in welchen der Rhythmus der Blasenausscheidung constant blieb, ob die Pflanze im Rohr oder direct im Behälter untergebracht war.

Mit Rücksicht auf die Instabilität der CO_2-Titer in wässeriger Lösung wurden am Anfang und Ende des Versuches immer zwei Controllbestimmungen des CO_2-Gehaltes nach einer Methode ausgeführt, die bei Tiemann-Gärtner[1]) empfohlen wird und die ich sehr einfach und genau gefunden habe. 100 ccm des CO_2 enthaltenden Wassers werden rasch in einen tarirten Kolben gegossen, dann werden einige Tropfen Chlorbaryum[2]), um die Sulfate auszufällen, und 20 oder 40 ccm einer titrirten Barytlösung hinzugesetzt. Die Kolben blieben wenigstens 24 Stunden ruhig, sodass der Niederschlag ganz krystallinisch wurde, dann wurde in 60 ccm der klaren, sorgfältig decantirten Flüssigkeit die überschüssige Base mit Phenolphtaleïn und Oxalsäure titrirt. Ein guter Kork leistet schon gute Dienste zur Verschliessung der Kolben, wie aus folgendem directen Versuche zu sehen. Der CO^2-Gehalt in zwei mit *Zannichellia* am 25. Juni angewandten Flüssigkeiten wurde am 26. Juni sowie am 9. Juli als resp. 0,045 g-% (= 22,74 ccm-%) und 0,06 g-% (= 31,62 ccm-%) bestimmt. Vor den Versuchen waren die entsprechenden Werthe resp. 0,0477 g (= 24,23 ccm) %

1) Untersuchung des Wassers, 1895, p. 165.

2) Phosphate, wie aus obiger Analyse zu ersehen, waren in meinem Grundwasser sehr spärlich vorhanden. In der That ergaben vergleichende Versuche mit und ohne Zusatz von Chlorammonium (das die Anwendung des Phenolphthaleïns als Indicator ausschliesst) denselben CO_2-Gehalt.

und 0,066 g (= 33,55 ccm) %. — Diese Bestimmungen des wirklichen CO_2-Gehaltes bleiben von der Aussentemperatur ganz unabhängig, mit der bekanntlich die Löslichkeit der CO_2 in Wasser stark variirt.

2. Verschiebung des CO_2-Optimums unter der Einwirkung intensiven Lichtes.

Die Frage nach der Lage des CO_2-Optimums in einer infraoptimalen Lichtintensität darf heute als erledigt angesehen werden. Der erste, der eine Beziehung zwischen CO_2-Gehalt der Umgebung und CO_2-Assimilation constatirte, war Grischow (1819)[1]). Nachher wurde diese Frage wiederholt untersucht und nach den Vorversuchen von Boussingault[2]) und Pfeffer[3]) gelang es besonders Godlewski[4]), Kreusler[5]) und Brown and Escombe[6]) eine übereinstimmende und deutliche Curve zusammenzustellen. Alle diese Resultate wurden an Landpflanzen mit gasometrischer Methode erhalten; doch hatten schon früher Schützenberger und Quinquaud[7]) durch Titrirung des entwickelten Sauerstoffes an *Elodea* gefunden, dass das CO_2-Optimum bei 10 Vol.-% liegt. Leider ist die angewandte Lichtintensität nicht angegeben.

Nun war es mein Hauptziel zu entscheiden: wie gestaltet sich die Curve der Lichtwirkung bei Zufuhr reicherer Mengen Kohlensäure? Doch konnte ich mich nicht enthalten, auch die entgegengesetzte Frage zu studiren, nämlich ob das CO_2-Optimum sich mit der Aenderung der Lichtintensität verschiebt, wie schon von Saussure[8]), Godlewski (l. c.), Kreusler (l. c.) und Pfeffer[9])

1) Untersuchungen über die Athmung, 1819, p. 33.

2) l. c., p. 298 u. ff.

3) Pfeffer, Wirkung farbigen Lichtes auf die Zersetzung der Kohlensäure in Pflanzen. Arbeiten d. Botan. Inst. in Würzburg, I, 1871, p. 1.

4) E. Godlewski, Abhängigkeit der Sauerstoffausscheidung der Blätter vom Kohlensäuregehalte der Luft. Würzburger Arbeiten, I, 1873, p. 343.

5) Kreusler, Landwirthsch. Jahrbücher 1885, p. 913.

6) Brown and Escombe, The influence of varying amounts of carbon dioxyde in the air on the photosynthetic process of leaves. Proceedings of the Royal Society, LXX, 1902, p. 397—412.

7) Sur la respiration des végétaux aquatiques submergées. Comptes rendus, LXXVII, 1873, p. 272.

8) Recherches chimiques sur la végétation, 1804, p. 25—34.

9) Physiologie, I, 1897, p. 316.

theils beobachtet, theils vermuthet worden ist. Ich musste sogar mit meinen Wasserpflanzen selbst diesen Punkt klar stellen, sonst hätte ich die andere Frage nicht studiren können.

Zu diesem Zwecke wurden Versuche mit fixer Lichtintensität und zunehmendem CO_2-Gehalte angestellt. Die Blasenausscheidung der Pflanze wurde zunächst in Brunnenwasser, dann in einer bestimmten Lichtstation in CO_2-freiem Wasser studirt, um die Einwirkung der Zunahme des CO_2-Gehaltes bei dieser Lichtstärke nachher zu studiren.

Wird eine Wasserpflanze aus Brunnenwasser in CO_2-freies Wasser übertragen, dann sinkt natürlich die Thätigkeit, wie schon von Schützenberger und Quinquaud (l. c.) gefunden worden ist. Mit der Zunahme des CO_2-Gehaltes tritt zuerst eine Steigerung der Blasenausscheidung bis zu einem gewissen Optimum ein, weiterer Zuwachs der CO_2-Dosis bewirkt entweder keine Steigerung oder geradezu eine Verminderung der Ausscheidung[1]. Nach Ueberschreitung eines hohen (30—50 Vol.-%) CO_2-Gehaltes nimmt der Gasstrom wieder zu, und bei mehr als 50proc. Concentrationen treten Gasblasen aus allen Spitzenspalten[2] und sonstigen Löchern und Rissen stürmisch aus. Das ist aber keine Zunahme der Thätigkeit, sondern ein physikalischer CO_2-Strom, wie ich mich durch folgende directe Versuche überzeugen konnte[3].

12. Juli 1902. Drei quergeschnittene Sprosse von *Potamogeton crispus* wurden um 9 Uhr 20′ Vm. mit Watte in der unteren Oeffnung des später zu beschreibenden Trichterrohres befestigt, wie aus Fig. 2, Taf. I ersichtlich. Die Aussenlösung war lang ausgeschütteltes „Acqua di Seltz". Das Trichterrohr war mit sogen. „olio di vasellina" (Paraffinum liquidum) gefüllt, welches auch die Aussenflüssigkeit in dünner Schicht bedeckte, um ein weiteres Entweichen der CO_2 zu verhüten. Um 10 Uhr 20′ Vm. war die ausgeschiedene Gasmenge, die nur aus den Stengelquerschnitten

1) Bei Tréboux (l. c., p. 63) findet man einen Versuch, der zeigt, dass von 0,1 Vol.-proc. bis zu 3,2 Vol.-proc. CO_2-Gehalt die Blasenausscheidung steigt, um dann bei weiterer Zunahme des CO_2-Gehaltes constant zu bleiben. Zunächst haben wir hier gewiss einen Berechnungsfehler vor den Augen, indem solche Concentrationen auf das 10fache multiplicirt werden müssen, und zudem zeigen meine obigen Versuche, dass die Blasenzahl unter diesen Bedingungen keinen Schluss auf die Ausgiebigkeit der Sauerstoffausscheidung gestattet.

2) Anatomisches bei P. Weinrowsky, Untersuchungen über die Scheitelöffnungen bei Wasserpflanzen. Fünfstück's Beitr. z. wiss. Botan., 1898.

3) Vergl. Devaux, Ann. de sciences natur., 1889, VII Serie, IX, p. 95.

stammte, 4,0 ccm. Nach Absorption mit Kalihydrat blieben nur 0,5 ccm übrig. — Die Pflanzen erschienen auch nach Erneuerung der Schnittfläche und Uebertragung in Brunnenwasser ganz inactivirt; doch war am folgenden Tage die Thätigkeit wieder normal.

17. Juli 1902. Drei quergeschnittene Sprosse von *Potamogeton crispus* u. s. w. wie bei vorigem Versuch um 2 Uhr 23′ Nm. angestellt. Um 3 Uhr 23′ ausgeschiedene Gasmenge: 5,2 ccm. Nach Absorption mit Kali bleiben 1,3 ccm. Dieses Gasquantum wird reichlich mit destillirtem Wasser ausgewaschen, ruhig stehen gelassen und erst am folgenden Tage mit einer alkalischen Lösung von Pyrogallussäure behandelt: es bleiben 0,4 ccm übrig.

Diese Erscheinung ist leicht dadurch zu erklären, dass jedes abgeschiedene Sauerstoffmolekül bei solchen Bedingungen sozusagen als Kern einer CO_2-Blase wirkt[1]); aus diesem Grunde kann die Methode der Gasblasen unter diesen Bedingungen keine guten Dienste mehr leisten. Indessen gelang es mir unter Vornahme gewisser Maassregeln, in drei Versuchsreihen mit dieser Methode schöne Curven der CO_2-Einwirkung bei verschiedener Lichtintensität zu gewinnen, ehe der physikalische Strom in Thätigkeit trat.

I. 3. Juni 1902. *Elodea*-Spitze. Lichtintensität: 1/4.
Einheit: 10 Blasen[2]).

I.	II.	III.	IV.	V.
Brunnenwasser	CO_2-freies Wasser			
g 0,227%	g 0,0018%	g 0,01122%	g 0,01694%	g 0,02002%
ccm 11,57 „	ccm 0,9 „	ccm 5,5 „	ccm 8 „	ccm 10,5 „
12 U. M. 9″ 2	12,20 U. M. 11″4	12,40 U. M. 11″2	1 U. Nm. 12″	1,20 U. Nm. 8″8
12,10 „ „ 9″ 2	12,30 „ „ 13″2	12,50 „ „ 11″2	1,10 „ „ 12″	1,30 „ „ 8″2

VI.	VII.	VIII.	IX.	X.
g 0,01914%	g 0,0363%	g 0,05324%	g 0,06424%	g 0,06798%
ccm 9,5 „	ccm 18,5 „	ccm 27 „	ccm 32,5 „	ccm 34,5 „
1,40 U. Nm. 10″4	2 U. Nm. 6″ 6	2,20 U. Nm. 6″6	2,40 U. Nm. 7″6	3 U. Nm. 5″
1,50 „ „ 8″2	2,10 „ „ 7″ 6	2,30 „ „ 9″2	2,50 „ „ 13″2	3,10 „ „ 25″

1) Desgleichen soll der Stickstoff nur aus Diffusionsgründen aus dem umgebenden Wasser mit dem Sauerstoff in den Blasen mit aus der Pflanze ausgeschieden werden. In der That habe ich gefunden, wie wir später besser sehen werden, dass der Stickstoffgehalt der Blasen annähernd proportional der ausgeschiedenen Gasmasse variirt.

2) Der angegebene CO_2-Gehalt ist das Mittel der beiden Bestimmungen.

II. 5. Mai. *Elodea*-Spitze. Lichtintensität: 1. Einheit: 10 Blasen.

I.	II.	III.	IV.	V.
Brunnenwasser	CO_2-freies Wasser			
g 0,0249 %	g 0,0002 % (?)	g 0,01672 %	g 0,0235 %	g 0,02867 %
ccm 12,64 „	ccm 0,1 „	ccm 8,5 „	ccm 11,93 „	ccm 14,55 „
11,30 U. Vm. 13″	11,50 U. Vm. 26″	12,10 U. M. 10″	12,30 U. M. 5″8	12,50 U. M. 4″4
11,40 „ „ 10″8	12 „ M. 43″	12,20 „ „ 9″	12,40 „ „ 4″8	1 U. Nm. 4″8

VI.	VII.	VIII.	IX.	X.
g 0,03435 %	g 0,0395 %	g 0,05125 %	g 0,09785 %	(g 0,175 %
ccm 17,45 „	ccm 20,07 „	ccm 26,04 „	ccm 49,73 „	ccm 54,64 „
1,10 U. Nm. 5″4	1,30 U. Nm. 8″8	1,50 U. Nm. 8″6	2,10 U. Nm. 19″2	2,30 U. Nm. phy-
1,20 „ „ 5″2	1,40 „ „ 8″9	2 „ „ 35″	2,20 Stillstand.	sik. Strom)

III. 27. Mai. *Elodea*-Spitze. Lichtintensität: $^4/_1$. Einheit: 10 Blasen.

I.	II.	III.	IV.
Brunnenwasser	CO_2-freies Wasser		
g 0,0318 %	g 0,0002 % (?)	g 0,01408 %	g 0,01804 %
ccm 16,15 „	ccm 0,1 „	ccm 7,15 „	ccm 9 „
11,50 U. Vm. 24″	12,10 U. M. 58″	12,30 U. M. 28″6	12,50 U. M. 24″
12 U. M. 24″	12,20 „ „ 84″	12,40 „ „ 35″	1 U. Nm. 24″

V.	VI.	VII.	VIII.
g 0,03916 %	g 0,04928 %	g 0,09548 %	(g 0,11968 %
ccm 19,5 „	ccm 25 „	ccm 48,53 „	ccm 61 „
1,10 Nm. unzählbar	1,30 U. Nm. 11″6	1,50 U. Nm. 24″	2,10 U. Nm. physik.
1,20 „ „	1,40 „ „ 12″1	2 „ „ 28″	Strom)

Bei $^1/_1$ Lichtintensität gilt also als CO_2-Optimum rund 10 Vol.-% CO_2, bei 1 15%, bei $^4/_1$ 20%. — Von solchen Versuchen wurden im ganzen 12 mit *Elodea* und je eine mit *Zannichellia palustris*, *Ceratophyllum demersum*, *Potamogeton crispus* angestellt und sämmtliche ergaben ähnliche Resultate in Bezug auf die Verminderung der Gasausscheidung nach Ueberschreitung eines gewissen CO_2-Optimums. Doch nicht alle waren so deutlich wie die oben angeführten, und besonders war die Lage des CO_2-Optimums nicht immer leicht zu erkennen. Die Anzahl der Versuche, nämlich 15, ist immerhin nicht gross; doch muss man bedenken, dass ein jeder solcher Versuch einen Tag in Anspruch nimmt. — Endlich möchte ich dieses Thema nicht verlassen, ohne zu betonen, dass die Methode des Gasblasenzählens, wenn kritisch angewandt, in diesem Falle noch befriedigende Resultate ergeben kann.

3. Wirkung intensiven Lichtes bei abnormalem CO_2-Gehalte der Umgebung.

Der mir zur Verfügung stehende Apparat gestattete eine andere Frage zu studiren, die von Pfeffer[1]) bei Besprechung der Reinkeschen Resultate in scharfsinniger Weise so discutirt wird: ... „Damit ist aber nicht entschieden, ob die Chloroplasten die höchste Thätigkeit erreichten oder ob der besagte Verlauf der Curve dadurch bedingt wurde, dass die begrenzte Zufuhr der Kohlensäure den Chloroplasten nicht gestattete, eine höhere Zersetzungsthätigkeit zu entfalten. Somit ist nicht ausgeschlossen, dass bei *Elodea* oder bei anderen Pflanzen die Assimilationscurve von einem Optimum an allmählich wieder fällt, sofern das Kohlensäurebedürfniss völlig befriedigt wird".

Wir haben in der That schon gesehen, dass auch im gewöhnlichen Brunnenwasser durch eine mässige Verlängerung der Einwirkung intensiven Lichtes ein deutlicher, wenn auch kleiner Abfall der Curve festzustellen ist, was ebenfalls von Pfeffer (a. a. O.) schon vorausgesehen worden war: „Jedenfalls wird mit Rücksicht auf die . . . Inactivirung der Chloroplasten ein solcher Erfolg bei längerer Dauer der Lichtwirkung herauskommen". — Wir gehen jetzt zur Besprechung von Versuchen über, die die Voraussagungen Pfeffer's völlig bestätigen.

Ich halte mich im Folgenden an die Resultate, die in den Curven auf der Taf. IV graphisch zusammengestellt sind. Aus diesen ist zu entnehmen, dass die Curve der Lichtwirkung durch wachsende Mengen CO_2 sowohl in der infraoptimalen wie in der ultraoptimalen Hälfte modificirt wird.

In den infraoptimalen Lichtintensitäten ist die Verminderung der Sauerstoffausscheidung bei Abnahme des Lichtes an eine Armuth an Kohlensäure streng gebunden. Sehen wir z. B. die Curven mit *Elodea* an. In der Curve A (1—15 Vol.-% CO_2) ist die Ausscheidung bei $^1/_{36}$ ungefähr 7mal, in der Curve B (15—30 Vol.-% CO_2) $2\,^1/_2$ mal, in der Curve C (30—50 Vol.-% CO_2) kaum schwächer als bei 1, sodass in diesem letzten Falle die Curve fast ganz flach erscheint. Schalten wir auch diesen Fall aus, so bleibt doch dieser Verlust der Proportionalität zwischen Lichtstärke

1) Pfeffer, Physiologie, 1897, I, p. 324.

und Sauerstoffausscheidung leicht verständlich, weil die Chloroplasten auch bei schwachem Licht durch die reiche Zufuhr des zu verarbeitenden Materials stark in Anspruch genommen sind. — Nicht so leicht ist wohl die häufig eintretende Verschiebung des Lichtminimums für die Blasenausscheidung nach oben hin bei zunehmender CO_2-Zugabe und umgekehrt zu erklären. Diese Erscheinung ist vielleicht auf die schädliche Wirkung der hohen Partiärpressung der Kohlensäure zurückzuführen, und derselben Ursache verdankt wohl ihren Ursprung die zuweilen stattfindende übermässige Herabsetzung der Thätigkeit in den niederen Lichtstufen meines Apparates, sowie die ungünstige Wirkung des Verdunkelns unter solchen Bedingungen u. s. w. Die Stösse beschleunigen die Blasenausscheidung bei starkem CO_2-Gehalte der Umgebung wohl durch Aufrühren der eingeschlossenen Gase.

Das Lichtoptimum wird entsprechend dem Kohlensäure-Gehalte der Umgebung proportional verschoben, wie aus folgender Zusammenstellung zu sehen ist, wobei als CO_2-Gehalt der mittlere Werth aus den beiden CO_2-Bestimmungen angegeben ist.

Datum	CO_2-Gehalt	Lage des Optimums	Datum	CO_2-Gehalt	Lage des Optimums
	Elodea canadensis			*Elodea canadensis*	
9. April	12,8 Vol.%	bei 1	26. April	24,7 Vol.%	bei 9/1
" "	26,16 "	" 4/1	26. Mai	23,58 "	" 1
14. "	15,34 "	" 1	" "	37,5 "	" 16/1
" "	23,67 "	über 4/1	27. "	11,57 "	" 1/4
20. "	12,32 "	zwischen 1/4 und 1	" "	17,15 "	" 4/1
" "	14,52 "	bei 4/1	" "	6,5 "	" 1/4
" "	8,93 "	" 1	" "	11,6 "	" 1
" "	14,0 "	" 4/1	28. "	14,56 "	" 1
" "	7,82 "	zwischen 1/4 und 1	" "	0,5 "	" 1/9
21. "	10,16 "	bei 1	" "	10,05 "	" 1
" "	13,41 "	" 4/1	" "	22,0 "	" 4/1
" "	11,22 "	zwischen 4/1 und 1	" "	32,69 "	" 16/1
" "	15,13 "	bei 4/1	29. "	11,83 "	" 1
" "	20,17 "	" 16/1	" "	9,80 "	" 1/4
22. "	8,93 "	" 1/4	" "	12,5 "	" 4/1
" "	11,6 "	" 4/1	" "	24,7 "	" 9/1
" "	22,10 "	" 9/1	2. Juni	14,56 "	" 1
" "	14,52 "	zwischen 9/1 und 4/1	" "	8,93 "	" 1/4
25. "	5,6 "	bei 1	" "	10,05 "	zwischen 1/4 und 1
" "	8,6 "	" 1	" "	19,5 "	bei 4/1
26. "	11,57 "	" 1	" "	48,53 "	" 16/1 (?)

(Fortsetzung der Tabelle.)

Datum	CO_2-Gehalt	Lage des Optimums	Datum	CO_2-Gehalt	Lage des Optimums
Zannichellia palustris			*Ceratophyllum demersum*		
25. Juni	22,74 Vl.%	bei 4/1	9. Juli	4,35 Vl.%	bei 1/9
„ „	31,62 „	„ 9/1	„ „	9,83 „	„ 1/4
Potamogeton crispus			„ „	13,41 „	„ 1
8. Juli	13,12 Vl.%	bei 1/4	„ „	20,79 „	„ 4/1
„ „	7,15 „	„ 1/9	„ „	39,14 „	„ 16/1
„ „	19,5 „	„ 4/1	„ „	(51,23) „	„ 25/1 (?)
„ „	20,35 „	zwischen 9/1 und 4/1			
„ „	27,47 „	bei 9/1			
„ „	(53,57) „	„ 25/1 (?)			

Mit Rücksicht auf das Zusammengreifen der vielen Factoren und Modalitäten, wovon ich früher thunlichst eingehend gesprochen habe, können wir nach diesen Resultaten die Vermuthung Pfeffer's als bestätigt ansehen, und thatsächlich sehen wir auch, dass sich das Optimum nicht nur bei Zunahme, sondern auch bei Abnahme der CO_2-Zufuhr in entsprechendem Maasse wiederholt in einem und demselben Individuum verschiebt.

Dem absoluten Lichtoptimum bei Darbietung der optimalen CO_2-Dosis entspricht wirklich die Schwelle der Chloroplastenthätigkeit, sodass erst nach Feststellung und Erfüllung dieser Cardinalbedingungen von einem weiteren Studium der Lichtwirkung die Rede sein kann.

In der That fällt die Lichtcurve über dem Optimum hinaus desto mehr ab, je reicher das Wasser an Kohlensäure ist, obwohl ein in obigem Sinne aufgefasstes Maximum noch vorkommen kann und sich wirklich zuweilen constatiren lässt.

Die Ermüdung der Chloroplasten ist in CO_2-reichem Wasser stärker; indessen findet die Erholung unter solchen Bedingungen rascher als in CO_2-ärmerem Wasser statt, was natürlich bei Ueberschreitung des optimalen CO_2-Gehaltes ausgeschlossen bleibt. Da aber die Lagen der beiden Optima von einander abhängig sind, so ist es wohl zu verstehen, warum in den Durchschnittscurven eine bessere Erholung bei sehr reicher als bei normaler CO_2-Zufuhr zum Ausdruck kam.

III. Wirkung von Salzen mit besonderer Berücksichtigung der Lichtwirkung.

1. Historisches.

Während die Abhängigkeit der CO_2-Assimilation von stofflichen Einflüssen und besonders von Salzlösungen bei Landpflanzen von mehreren Autoren seit langem schon untersucht worden war[1]), sind die Wasserpflanzen in dieser Beziehung erst in diesen letzten Jahren studirt worden. Ewart fand[2]), dass durch Phosphorsäure und durch Plasmolyse mit Zucker Abnahme der Sauerstoffausscheidung und mehr oder minder vollständige Inactivirung der Chloroplasten bewirkt werden kann. — Jacobi stellte fest, dass Salpeter, Chlornatrium, Chlorkalium, Chinin, Antipyrin, Jod und Schilddrüse die Blasenausscheidung bei *Elodea* verlangsamen[3]). Bei den drei genannten Salzen liegt nach Jacobi eher eine osmotische als eine chemische Wirkung vor, weil die Pflanze nach Wiederversetzung in gewöhnliches Wasser den früheren Rhythmus wieder aufnahm, doch ist eine Entscheidung über osmotische oder chemische Wirkung bei einer Verdünnung von 0,5 % Salpeter nicht mehr leicht. — Wieler und Hartleb[4]) haben auch gefunden, dass Säure sogar noch in sehr verdünnten Lösungen die Blasenausscheidung verlangsamen, doch ist ihre Versuchsanordnung nicht ganz einwandsfrei. — Die Arbeiten Arber's[5]) treffen meine Frage eigentlich nicht.

Denn die Stärkebildung ist ein chemosynthetischer Process, der keineswegs denselben Abhängigkeitsgesetzen zu folgen braucht, wie die Zersetzung des Kohlenstoffdioxydes mit Hilfe der Lichtenergie. Ausserdem scheint es, dass dieser Autor eine ausreichende Kritik nicht geübt hat. CO_2-Zufuhr, Lichtintensität und Temperatur sind von ihm ganz unberücksichtigt geblieben. Die angewandte

1) Zusammenstellung der Literatur in den Lehrbüchern der Pflanzengeographie von Schimper (1898) und Warming (1902).

2) Assimilatory Inhibition, 1896, p. 423.

3) Jacobi, Einfluss verschiedener Substanzen auf die Athmung und Assimilation submerser Pflanzen. Flora 1899, p. 323—327.

4) Wieler und Hartleb, Ueber Einwirkung der Salzsäure auf die Assimilation der Pflanzen. Ber. d. Deutsch. botan. Gesellsch., XVIII, 1900, p. 348—358.

5) Arber, On the effects of salts upon the carbon-assimilation by *Ulva latissima* L. Annals of Botany, XV, 1901, p. 29; ibid., p. 669.

Pflanze war *Ulva*, also eine Meeresalge, die vom Verf. ohne Rücksicht auf die osmotischen Störungen sogar mit destillirtem oder Brunnenwasser abgespült oder gar in solches übertragen wurde. Um vor den Versuchen die schon vorhandene Stärke zu entfernen, blieben die Algen monatelang im Dunkeln, sodass an eine normale Stimmung bei den Versuchen kaum zu denken ist. Der Grad der Stärkebildung wurde nur makroskopisch mit den Augen nach der Jodprobe beurtheilt. Mit Rücksicht auf diese Methodik scheint es berechtigt, die Resultate Arber's nicht in seinem Sinne zu interpretiren. In destillirtem Wasser unterblieb die Stärkebildung und starb die Alge, weil der CO_2-Gehalt nicht ausreichend (cfr. meine Versuche) resp. das Wasser giftig war; in Bezug auf Chlornatrium darf man kaum sagen, dass es einen begünstigenden Einfluss auf die Stärkebildung in den Versuchen Arber's hatte, sondern dass es keine hemmende Wirkung im Gegensatz zu den übrigen Salzen ausübte. Bedenken wir aber, erstens, dass Seewasser nach Arber 2,65 % NaCl enthält, während die übrigen Salze insgesammt nur 0,5 % ausmachen, und zweitens, dass Arber dieses Salz in viel stärkerer molekularer Concentration als die übrigen Salze angewandt hat, so finden wir, dass in NaCl-Lösungen die Stärkebildung nicht so gehemmt wurde wie in den Lösungen der übrigen Salze, weil die osmotischen Bedingungen mehr an die natürlichen der Alge erinnerten. In der That ging die Stärkebildung in Seewasser immer besser vor sich als in allen sonstigen künstlichen Lösungen[1]).

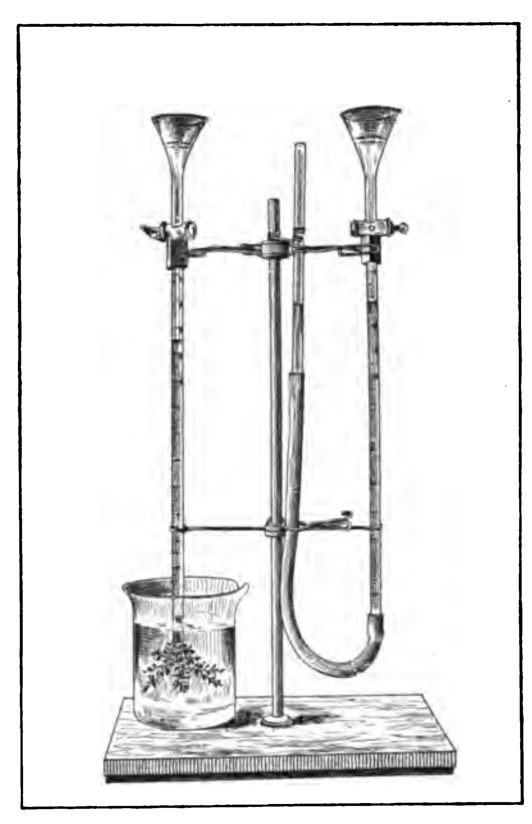
Ich habe Salze in den Kreis meiner Untersuchungen nur deshalb gezogen, weil sie ein Mittel bieten, um die Einwirkung intensiven Lichtes bei Gegenwart von Substanzen zu studiren, welche die CO_2-Zersetzung abschwächen, und besonders auch, um das Verhalten plasmolysirter und nicht plasmolysirter Objecte zu vergleichen.

1) Erst nach der Redaction dieses Manuskriptes ist die schon citirte Arbeit von Tréboux erschienen, nach der nur osmotisch verschiedene ungiftige Salze, Rohrzucker und Glycerin in mit 0,5 % KNO_3 isosmotischer Lösung die Assimilation herabdrücken sollen, weil nach Auswaschung des Agens die Blasenausscheidung sich bis auf die frühere Höhe wieder erhebt. Diese ungünstige Wirkung wächst proportional mit der Concentration; schwache Plasmolyse hat keine besondere Wirkung, während starke Plasmolyse die Assimilation unter tiefer Schädigung der Protoplasten ganz sistirt. Nicht saure Gifte wirken deprimirend; Säuren sollen nach Tréboux proportional der H-Ionen-Concentration beschleunigend wirken; bei den organischen Säuren schwillt aber diese Wirkung gerade mit der Abnahme der Dissociation an, zwei Thatsachen, die sich unter einem und demselben Principe nicht leicht vereinigen lassen.

2. Methodisches.

Bei dem Mangel an Studien über die Wirkung der einzelnen Salze schien es mir zweckmässig, als Orientirung zu den nachher auszuführenden Messungen mit der Blasenmethode, eine Vorstellung über die Consequenzen einer langdauernden Wirkung der Salze mit einer Methode zu gewinnen, die eine Messung des ausgeschiedenen Sauerstoffquantums ermöglichte, was auf gasometrischem Wege in befriedigender Weise geschehen konnte.

Zu diesem Zwecke benutzte ich die einfache Vorrichtung, die in Fig. 4 abgebildet ist. Das untere, etwa 700 ccm fassende Gefäss war mit einer durchlochten Glasplatte bedeckt, um einer Verdunstung der Salzlösung vorzubeugen. Das Rohr war in Zehntel ccm getheilt. Das Ganze stand hinter einem matten Glasschirm am directen Sonnenlicht, und wie bei den Versuchen mit dem Lichtapparat wurde nur an vollständig heiteren Tagen gearbeitet, die allerdings in unserem italienischen Sommer die Regel bilden.



Figur 4.
Trichterrohr zur gasanalytischen Messung der ausgeschiedenen Gase. Rechts ist der Apparat für die Analyse fertig.

Nach der Exposition wurde die Gasmenge mit Kalilauge, nachher mit pyrogallussaurem Kali ausgelaugt und dann mit Wasser reichlich gewaschen. Diese Methode ist wohl frei von mehreren Fehlerquellen, die dem eudiometrischen Verfahren mit Landpflanzen

anhaften[1]), weil mittels meiner Vorrichtung die Gasmenge sich bei atmosphärischem Druck messen lässt, doch hat sie auch den Nachtheil, dass, indem die eventuell von der Pflanze ausgeathmete CO_2 sich in Wasser löst, die sich ansammelnde Gasmenge zumeist nur aus Stickstoff und Sauerstoff besteht, sodass die Athmung dabei unberücksichtigt bleiben muss. Doch hatte es in meinen Versuchen keinen Zweck, die Athmung zu controlliren, und übrigens lässt sich durch Anwendung einer geeigneten Flüssigkeit (als solche habe ich mit bestem Erfolge [siehe vorhergehenden Abschnitt] Paraffinum liquidum benutzt), in welcher CO_2 unlöslich ist, dieses Gas auch ansammeln. Ausserdem bietet diese Methode immer den grossen Vortheil, dass man gleichzeitig die Blasen zählen und den ausgeschiedenen Sauerstoff messen kann. Durch Combination dieser Vorrichtung mit dem früher beschriebenen Schienenapparat lässt sich eine befriedigende Constanz der Bedingungen erreichen, was ich bei den Versuchen über Veränderung des Chlorophylls ausnutzte.

Die Salze, sowie das Chinin (siehe unten), wurden immer in Volumprocent in demselben Brunnenwasser gelöst[2]), das mir zu den Vorversuchen ohne diese Substanzen diente, und zwar stand dieses schon lange vor dem Versuch in grossen Flaschen in diffusem Lichte auf meinem Arbeitstische, damit es eine relativ constante Zimmertemperatur annehmen konnte. Auf diese Weise blieb der CO_2-Gehalt für jede Versuchsreihe ziemlich constant, wie die vor und nach jeder Exposition ausgeführten Bestimmungen ergaben.

3. Wirkungen der einzelnen Salze.

Versuche mit Kalisalpeter.

Elodea canadensis. Gasometrische Messungen.

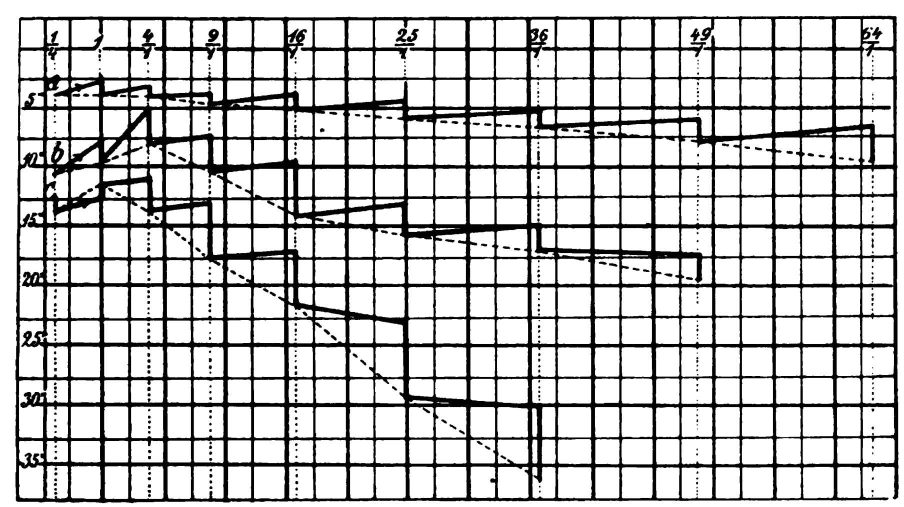
In diesen Tabellen giebt Columne I das Datum, II die Anzahl und die Grösse der benutzten Pflanzen, III die Dosis des zugeführten Agens, IV die Dauer der Exposition, V die ausgeschiedene Gasmenge, VI das nach Auslaugen mit Kalilauge, VII desgl. mit pyrogallussaurem Kali zurückgebliebene Gasquantum, VIII das procentige Verhältniss der bei Gegenwart des Agens in einer Stunde ausgeschiedenen Sauerstoffmenge zu der entsprechenden in Brunnenwasser, IX Aussehen der Pflanzen nach den Versuchen.

1) Vergl. die Kritik bei Godlewski, l. c., p. 346—348.

2) Mit Ausnahme des Trikaliumphosphates.

I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX
24. Juli	10 Pflanzen Gr.: 6—7 cm	Brunnenwasser	12,30 bis 3 Nm.	ccm 1,1	1,0	1,0	—	—
„ „	Dieselb. Pflanz.	4 % KNO_3 0,4 Aeq.	3,20 bis 4,45 Nm.	„ 0,0	—	—	—	Sämmtl. Zellen stark plasmolys.; Chloroplasten anscheinend norm. und keine systr. Aggregation derselben.
26. „	10 Pflanzen Gr.: 6—7 cm	Brunnenwasser	11,50 bis 12,50 M.	„ 0,8	0,8	0,8	—	—
„ „	Dieselb. Pflanz.	3 % KNO_3 0,3 Aeq.	12,55 bis 1,55 Nm.	„ 0,4	0,4	0,4	50 %	Chloroplasten in Flächenstellung. Chlorophyll anscheinend intact; lebhafte Plasmaströmung.

Diese Versuche genügen um nachzuweisen, dass durch eine Zugabe von KNO_3 die CO_2-zersetzende Thätigkeit stark herabgedrückt wird; dass aber durch KNO_3 plasmolysirte Elodeen zuweilen noch im Stande sind zu assimiliren, ging aus den Versuchen über Wirkung intensiven Lichtes hervor.



Figur 5.
Curven der Lichtwirkung auf die Blasenausscheidung bei Gegenwart von Kalisalpeter. Aufenthalt in jeder Station: 10″. — Einheit: 10 Blasen.

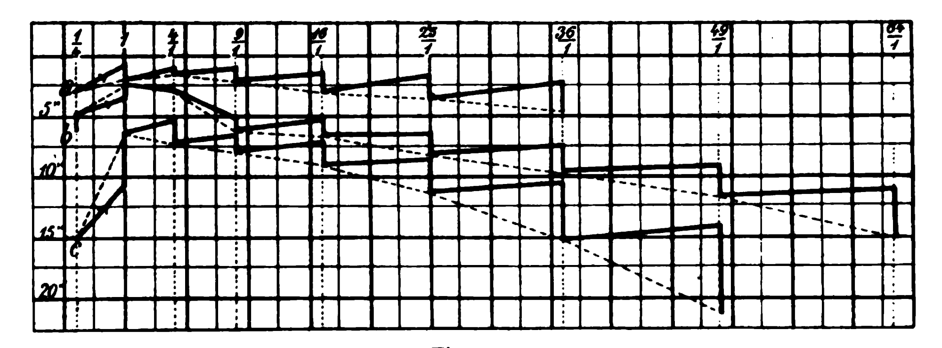
In dieser Curventabelle sind die Durchschnittswerthe aus mehreren Versuchen wiedergegeben, bei denen jedesmal dieselbe Pflanze zunächst in Brunnenwasser (Durchschnittscurve: *a*), dann in hypotonischer (0,2 Aeq.) KNO_3-Lösung (*b*) und endlich in sicher plasmolysirender (0,3—0,4 Aeq.) KNO_3-Lösung (*c*) arbeitete.

Die Verlangsamung der Thätigkeit jenseits des Lichtoptimums wird durch Anwesenheit grösser Salpetermengen stark begünstigt, zumal in plasmolytischem Zustande. Es tritt gewiss ein anderer Factor ins Spiel, weil ebensowohl bei *a* wie in *b* und *c* die Plasmaströmung zum Stillstand gekommen war (s. I. Abschnitt) und die Chloroplasten zu klumpigen Massen aggregirt erschienen. Nach Beendigung obiger Versuche wurden die Objecte in Wasser übertragen und schieden jetzt in der Station 1 im Falle 1 etwa 4mal, im Falle *c* etwa 7mal weniger Blasen aus als vor der Einwirkung des intensiven Lichtes, und während im Falle *b* eine baldige Erholung eintrat, sank die Blasenzahl im Falle *c* fortwährend.

Ceratophyllum demersum. Gasometrische Messungen.

I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX
23. Juli	3 Pflanzen Gr.: 8 ccm	Brunnenwasser	10,55 bis 11,55 Vm.	ccm 4,3	4,2	3,8	—	—
„ „	Dieselb. Pflanz.	4% KNO_3	12,5 bis 1,5 Nm.	„ 0,5	0,5	0,3	7%	Alle Zellen stark plasmolysirt
25. „	3 Pflanzen Gr.: 6—7 cm	Brunnenwasser	10,25 bis 11,25 Vm.	„ 1,5	1,4	1,0	—	—
„ „	Dieselb. Pflanz.	2% KNO_3 0,2 Aeq.	11,45 bis 12,45 M.	„ 0,8	0,8	0,6	60%	Keine Zelle ist plasmolysirt, mit Ausnahme einiger alter Epidermiszellen über den Anlagen der Leitbündel

Die Plasmolyse beeinträchtigte in diesem Falle die CO_2-Zersetzung ungeheuer viel mehr als eine schon starke aber hypotonische Dosis von KNO_3. Anwendung eines intensiven Lichtes



Figur 6.
Aufenthalt in jeder Station: 10′. — Einheit: 10 Blasen.

führt unter diesen Bedingungen wesentlich zu denselben Resultaten, wie bei *Elodea*, was aus obenstehender Curventabelle zu entnehmen ist. In dieser *a*, *b*, *c* wie bei *Elodea*.

Potamogeton crispus. Gasometrische Messungen.

I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX
23. Juli	6 Pflanzen Gr.: 8—10 cm	Brunnenwasser	12 bis 1,0 Nm.	ccm 0,6	0,6	0,5	—	—
„ „	Dieselb. Pflanz.	5% KNO_3 0,5 Aeq.	1,15 bis 2,15 Nm.	„ 0,2	0,2	0,1	20%	Beginnende Plasmolyse in allen Zellen
27. „	4 Pflanzen Gr.: 10 cm	Brunnenwasser	11—12 M.	„ 2,9	2,9	2,3	—	—
„ „	Dieselb. Pflanz.	3% KNO_3	12,15 bis 1,15 Nm.	„ 0,9	0,9	0,7	30%	Keine Plasmolyse und kein Turgorverlust, Chloroplasten in Profilstellung

Im Gegensatz zu *Ceratophyllum* bewirkt bei *Potamogeton* schon ein geringer Zusatz von KNO_3 eine starke Herabsetzung und der Eintritt des plasmolytischen Zustandes nur eine sehr kleine weitere Verminderung der Sauerstoffausscheidung, die in diesem Falle mehr der procentigen Concentrationssteigerung als der Plasmolyse zuzuschreiben ist. Das trat aus den Versuchen über Lichtwirkung am besten hervor; es war nämlich nicht möglich, diese Versuche bei Gegenwart von KNO_3 auszuführen, weil sowohl bei 1—2% (keine sichtbare Veränderung) wie auch bei 3% (beginnender Turgorverlust in der ganzen Pflanze), 4% (vollständiger Turgorverlust) und 5% KNO_3 (anfangende Plasmolyse) die Ausscheidung bei der Lichtstation 1 in wenigen Minuten unmessbar rasch sank, trotzdem sie zum völligen Stillstand nie gebracht wurde.

Zannichellia palustris.

Mit dieser ziemlich ungeeigneten Pflanze wurde nur ein Versuch mit 2% KNO_3 angestellt; die Blasenausscheidung sank aber so schnell, dass ich auf eine Feststellung der Lichtcurve verzichten musste, obwohl die Ausscheidung nicht zum Stillstand gebracht worden war. Nach der Exposition erschienen die Chloroplasten in Flächenstellung oder in systrophischen Klumpen aggregirt; doch war keine einzige Plasmolyse zu sehen, was mit der vorher ausgeführten Bestimmung der plasmolytischen Grenze in Einklang stand.

In Uebereinstimmung mit den Resultaten früherer Autoren übt KNO_3 eine herabsetzende Wirkung auf die CO_2-Zersetzung aus, was keineswegs auf einen Schluss der Spaltöffnungen (Hemmung des Transpirationsstromes und der CO_2-Zufuhr) zurückzuführen

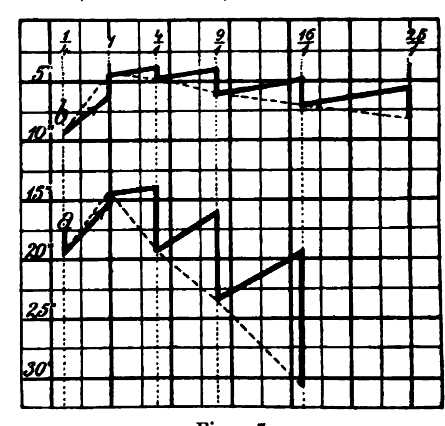
ist, sondern auf eine innige Wechselwirkung mit den specifischen Organen, wie die entsprechend zunehmende Lähmung der Thätigkeit beim Ueberschreiten des Lichtoptimums deutlich zeigt.

Versuche mit Magnesiumsulfat.

Ich muss vorausschicken, dass diese Substanz, deren Diffusionsgeschwindigkeit nach Graham bekanntlich gleich der des Rohrzuckers ist[1]), zu plasmolytischen Messungen so ungeeignet ist, wie Zucker und andere durch grosses Molekül ausgezeichnete Körper. In der That bedürfen z. B. *Elodea*-Protoplasten, die in 3proc. KNO_3-Lösung plasmolysiren, einer 8proc. und nicht etwa einer 5proc. $MgSO_4$-Lösung, um in denselben Zustand zu gerathen. Ausserdem ergaben die plasmolytischen Vorbestimmungen für die verschiedenen Blätter eines Sprosses immer verschiedene Werthe, sodass folgende Versuche etwas auf gut Glück angestellt werden mussten.

Elodea canadensis. Gasometrische Messungen.

I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX
29. Juli	6 Pflanzen Gr.: 6 cm	Brunnenwasser	11,50 bis 12,50 M.	ccm 0,5	0,5	0,4	—	—
„ „	Dieselb. Pflanz.	8 % $MgSO_4$ 0,33 Aeq. (4,48 KNO_3)[2])	1,0 bis 2,0 Nm.	„ 0,5	0,5	0,4	190 %	Die meisten Zellen plasmolysirt, doch nicht alle. Chloroplasten anscheinend normal in Profilstellung.



Figur 7.
Aufenthalt in jed. Stat.: 10′. Einh.: 10 Blasen.

In der nebenstehenden Curventabelle sind die Resultate über die Lichtwirkung bei Gegenwart von $MgSO_4$ zusammengestellt. In Einklang mit dem eudiometrischen Versuch steht die Thatsache, dass die Curve der Lichtwirkung weniger in 8proc. (*b*) als in 7proc. (*a*) $MgSO_4$-Lösung jenseits des Optimums fällt, obwohl im ersten Falle jede Zelle, im zweiten keine plasmolysirt war.

1) Nernst, Theoretische Chemie, 1900, p. 384.

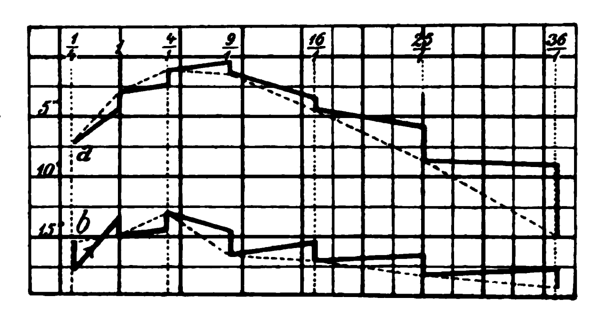
2) In Klammern sind die isosmotischen Salpeterwerthe angegeben (0,1 Aeq. KNO_3 = 1,0).

Ausserdem war bei *b* nach der Exposition bei $^{25}/_{1}$ die bei $^{1}/_{4}$ entwickelte Thätigkeit um $^{1}/_{10}$ so gross wie bei $^{25}/_{1}$, während bei *a* nach der Rückkehr auf $^{1}/_{4}$ eine Blase alle 4—5′ austrat.

Ceratophyllum demersum. Gasometrische Messungen.

I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX
29. Juli	6 Pflanzen Gr.: 8 cm	Brunnenwasser	2,15 bis 3,15 Nm.	ccm 3,2	3,1	2,6	—	—
„ „	Dieselb. Pflanz.	7 % $MgSO_4$ 0,29 Aeq. (3,92 KNO_3)	3,30 bis 4,30 Nm.	„ 0,6	0,6	0,5	20 %	Keine Plasmolyse. Chloroplasten normal in Profilstellung
30. „	7 Pflanzen Gr.: 8 cm	Brunnenwasser	10,15 bis 11,15 Vm.	„ 3,6	3,4	2,8	—	—
„ „	Dieselb. Pflanz.	12 % $MgSO_4$ 0,5 Aeq. (6,72 KNO_3)	11,30 bis 12,30 M.	„ 2,0	1,9	1,5	53 %	Starke Plasmolyse in den Blattspitzenzellen, keine in der Blattbasis.

Aus der kleinen Curventabelle ist zu ersehen, dass, wie bei *Elodea*, in *a* (7 % $MgSO_4$) die ultraoptimale Verlangsamung stärker als in *b* (11 % $MgSO_4$, hypertonisch) ist.



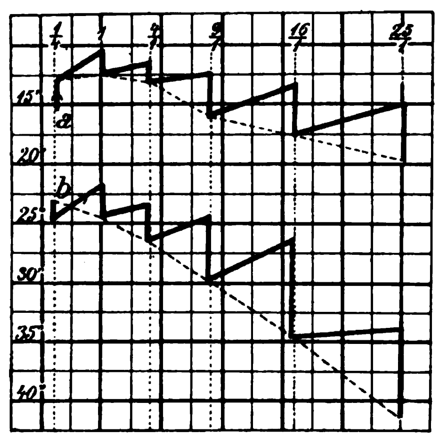
Figur 8. *Ceratophyllum*. Lichtwirkung in $MgSO_4$-Lösungen. Aufenthalt in jeder Lichtstation: 10′. Einheit: 10 Blasen. — Die Werthe, die die Curve *b* zusammensetzen, sind alle um 10″ vergrössert worden, um Raum zu ersparen.

Potamogeton crispus. Gasometrische Messungen.

I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX
28. Juli	8 Pflanzen Gr.: 8 cm	Brunnenwasser	12—1,0 M.	ccm 1,8	1,7	1,4	—	—
„ „	Dieselb. Pflanz.	7 % $MgSO_4$	1,20 bis 2,20 Nm.	„ 0,7	0,7	0,6	42 %	Keine Plasmolyse. Alles anscheinend normal
30. Juli	6 Pflanzen Gr.: 7—8 cm	Brunnenwasser	1,0 bis 2,0 Nm.	„ 1,4	1,3	1,0	—	—
„ „	Dieselb. Pflanz.	14 % $MgSO_4$ 0,58 Aeq. (7,84 KNO_3)	2,15 bis 3,15 Nm.	„ 0,6	0,6	0,5	50 %	Eben anfangende Plasmolyse in sämmtl. Zellen

Die ultraoptimale Verlangsamung wird bei *Potamogeton* durch die Plasmolyse mit 12% $MgSO_4$ (Curve *b*) bedeutend unterstützt. In einigen Versuchen trat sogar momentaner Stillstand der Blasenausscheidung im Moment der Plasmolyse mit $MgSO_4$ ein.

Wir können aus diesen Versuchen mit Magnesiumsulfat in Bezug auf das Verhalten im plasmolytischen Zustande und auf die herabsetzende Wirkung dieses Salzes im allgemeinen ähnliche Schlüsse wie aus den Versuchen mit KNO_3 ableiten. Indessen bleibt ein wesentlicher Unterschied zwischen KNO_3 und $MgSO_4$ in Bezug auf ihre Wirkung auf die CO_2-Zersetzung bestehen: in allen gasometrisch untersuchten Pflanzen war nämlich die Sauerstoffausscheidung in hypertonischen $MgSO_4$-Lösungen ausgiebiger als in hypotonischen und die Verlangsamung der Blasenausscheidung nach Ueberschreiten des Lichtoptimums trat bei *Elodea* und *Ceratophyllum* stärker in hypotonischen als in hypertonischen Lösungen dieses Salzes auf, was recht auffallend erscheint, weil bei KNO_3 und einer Reihe anderer Salze, wie wir bald sehen werden, das Gegentheil die Regel ist.



Figur 9.
Potamogeton. Lichtwirkung in $MgSO_4$-Lösungen. *a* Brunnenwasser, *b* 12% $MgSO_4$ (um 10″ vermehrt). Aufenthalt in jeder Station: 10′. Einheit: 10 Blasen.

Da im folgenden sämmtliche Lichtcurven bei Anwesenheit von Salzen ähnlich ausfielen, hätte es keinen Zweck, alle einzelnen Resultate zu referiren; ich kann ohne weiteres sagen, dass das Verhalten in $MgSO_4$-Lösungen vereinzelt blieb, sodass als typisch auch für alle übrigen Salze die mit KNO_3-Lösungen erhaltenen und oben wiedergegebenen Curven gelten dürfen.

Nicht so uniform verhielten sich die Pflanzen in Bezug auf die absolute Wirkung der Salze auf die Sauerstoffausscheidung, deswegen theile ich die gasometrischen Resultate noch detaillirt mit.

Versuche mit Kalisulfat.

I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	X
				Elodea canadensis.				
11. Sept.	6 Pflanzen Gr.: 5—6 cm	Brunnenwasser	10 bis 1,0 Nm.	ccm 6,8	6,6	5,3	—	—
" "	Dieselb. Pflanz.	4% K_2SO_4 0,12 Aeq. (3,08 KNO_3)	1,15 bis 4,15 Nm.	" 1,9	1,8	1,2	22%	Sämmtl. Zellen in beginn. Plasmolyse. Systroph. Aggreg. der Chloroplasten. Chlorophyll anschein. normal.
16. "	8 Pflanzen Gr.: 6—8 cm	Brunnenwasser	11 bis 12,30 M.	" 4,8	4,7	3,5	—	—
" "	Dieselb. Pflanz.	3% K_2SO_4 0,06 Aeq. (2,31 KNO_3)	12,35 bis 2,5 Nm.	" 2,0	1,9	1,5	45%	Keine Plasmolyse und keine Aggregation d. Chloroplasten.
				Ceratophyllum demersum.				
12. Sept.	6 Pflanzen Gr.: 8 cm	Brunnenwasser	3—4 Nm.	ccm 3,0	2,9	2,5	—	—
" "	Dieselb. Pflanz.	4% K_2SO_4	4,10 bis 5,10 Nm.	" 0,0	—	—	—	Starke Plasmolyse in allen Zellen
13. "	6 Pflanzen Gr.: 8 cm	Brunnenwasser	3—4 Nm.	" 5,2	5,0	4,0	—	—
" "	Dieselb. Pflanz.	3% KNO_3	4,10 bis 5,10 Nm.	" 0,8	0,8	0,6	15%	Anfangende Plasmolyse in sämmtlichen Zellen
17. "	7 Pflanzen Gr.: 8 cm	Brunnenwasser	11—1 Nm.	" 12,8	12,6	9,6	—	—
" "	Dieselb. Pflanz.	2% K_2SO_4 0,05 Aeq. (1,54 KNO_3)	1,5 bis 3,5 Nm.	" 2,9	2,8	2,3	24%	Keine Plasmolyse: Chloroplast. in Profilstellung
				Potamogeton crispus.				
12. Sept.	6 Pflanzen Gr.: 10 cm	Brunnenwasser	11—12 M.	ccm 5,4	5,4	3,9	—	—
" "	Dieselb. Pflanz.	4% K_2SO_4	12,10 bis 1,10 Nm.	" 0,8	0,8	0,6	15%	Anfangende Plasmolyse in fast allen Zellen
13. "	6 Pflanzen Gr.: 10 cm	Brunnenwasser	12—1 Nm.	" 9,2	9,0	7,8	—	—
" "	Dieselb. Pflanz.	3% K_2SO_4	1,10 bis 2,10 Nm.	" 2,8	2,7	1,8	23%	Keine Plasmolyse; normales Aussehen; doch die Pflanze etwas welk
16. "	6 Pflanzen Gr.: 10 cm	Brunnenwasser	2,20 bis 3,20 Nm.	" 3,4	3,4	2,4	—	—
" "	Dieselb. Pflanz.	2% K_2SO_4	3,30 bis 4,30 Nm.	" 1,9	1,9	1,2	50%	Keine Plasmolyse; Pflanzen vollkomm. straff

Diese Versuche sind insofern interessant, als sie auf eine regelmässige Herabsetzung der assimilatorischen Thätigkeit durch wachsende Mengen von Kaliumsulfat deuten, ohne dass die Plasmo-

lyse für sich eine bedeutende Rolle dabei spielt. — Die Versuche mit dem Lichtapparate bei Anwendung von K_2SO_4 ergaben wesentlich dieselben Resultate, die bei Besprechung der Versuche mit KNO_3 schon angegeben worden sind.

Da mit KNO_3 in Bezug auf die Herabsetzung der Sauerstoffausscheidung sich dieselben Erscheinungen wie mit K_2SO_4 constatiren lassen, während bei Gegenwart von $MgSO_4$ die Verminderung der Gasausscheidung gerade den entgegengesetzten Verlauf nimmt, so läge es nahe, anzunehmen, dass die ungünstige Wirkung auf die CO_2-Zersetzung vom Kation K und nicht vom Anion SO_4 stammt. So plausibel diese Vermuthung auch scheint, so darf man doch nicht vergessen, dass bei KNO_3 und K_2SO_4 der Dissociationsgrad bei einer 2—4 proc. Concentration viel grösser als bei $MgSO_4$ ist, weil, abgesehen von dem fast vollständig dissociirten KNO_3, auch bei K_2SO_4 sich in der Lösung isolirte $\overset{+}{K}$-, $\overset{+}{K}$- und $\overset{=}{SO_4}$- (oder $\overset{+}{K}$- und $\overline{KSO_4}$-) Ionen befinden, während Magnesiumsulfat als ein Körper, der sich ebenfalls durch Dissociation in zwei Ionen, jedoch von doppelter elektrischer Ladung, spaltet, bedeutend weniger dissociirt ist (etwa zu 25 % bei 1,0 Mol.-Concentration)[1]).

Dass diese Erklärung im Grossen und Ganzen vielleicht immer ausreicht, zeigen folgende Versuche mit K_3PO_4, einem Körper, dessen elektrisches Leitungsvermögen noch viel kleiner als das der vorigen Salze sein soll[2]).

Versuche mit Trikaliumphosphat.

Trikaliumphosphat konnte in Brunnenwasser nicht aufgelöst werden, da die dort vorhandenen Calcium- und Magnesiumsalze einen Niederschlag bewirken. Deshalb wurden die K_3PO_4-Lösungen in zweimal destillirtem Wasser kurz vor den Versuchen mit aus einem üblichen Gasentwickler gewonnenem CO_2-Gas beladen. Einige Vorversuche zeigten, dass meist in einer Stunde ein 10—15 Vol.-proc. CO_2-Gehalt erreichbar war (s. die unten angeführten CO_2-Bestimmungen). Das entwickelte Gas wurde vor dem Eintritt in die Lösung gründlich gewaschen, um die mitgerissene Säure ganz fernzuhalten, und in der That behielten die K_3PO_4-Lösungen immer ihre schwache alkalische Reaction. — Wie schon mehrfach

1) Nernst, Theoretische Chemie, 1900, p. 467—468.

2) Soviel ich weiss, fehlen directe Messungen des Leitungsvermögens von Trikaliumphosphat.

gesagt, ist der angegebene CO_2-Gehalt das Mittel zwischen beiden Bestimmungen, die am Anfang resp. am Ende des Versuches ausgeführt wurden.

Gasometrische Messungen.

I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX
		Elodea canadensis.						
18. Sept.	5 Pflanzen Gr.: 7 cm	CO_2: 14,54 Vol.%	11—12 M.	ccm 5,9	5,7	4,2	—	—
„ „	Dieselb. Pflanz.	CO_2: 15,65 Vol.% 6% K_3PO_4 0,85 Aeq.	12,15 bis 1,15 Nm.	„ 0,0	—	—	—	Plasmolyse überall
20. „	5 Pflanzen Gr.: 7 cm	CO_2: 10,86 Vol.%	1,25 bis 2,25 Nm.	„ 1,3	1,3	0,8	—	—
„ „	Dieselb. Pflanz.	CO_2: 10,61 Vol.% 5% K_3PO_4 0,70 Aeq.	2,35 bis 3,35 Nm.	„ 0,0	—	—	—	Plasmolyse überall
22. „	5 Pflanzen Gr.: 7 cm	CO_2: 15,54 Vol.%	1—2 Nm.	„ 0,9	0,7	0,7	—	—
„ „	Dieselb. Pflanz.	CO_2: 20,12 Vol.% 4% K_3PO_4 0,56 Aeq.	2,15 bis 3,15 Nm.	„ 0,0	—	—	—	Plasmolyse überall
24. „	5 Pflanzen Gr.: 7 cm	CO_2: 12,06 Vol.%	10—11 Vm.	„ 2,3	2,2	1,5	—	—
„ „	Dieselb. Pflanz.	CO_2: 15,65 Vol.% 3% K_3PO_4 0,42 Aeq.	11,15 bis 12,15 M.	„ 0,7	0,7	0,5	33%	Starke Plasmolyse und Aggregation der Chloroplasten
25. „	5 Pflanzen Gr.: 7 cm	CO_2: 13,62 Vol.%	11—12 M.	„ 2,2	2,2	1,4	—	—
„ „	Dieselb. Pflanz.	CO_2: 14,55 Vol.% 2% K_3PO_4 0,28 Aeq.	12,15 bis 1,15 Nm.	„ 3,4	3,2	1,8	128%	Keine Plasmolyse. Alles normal
		Ceratophyllum demersum.						
20. Sept.	5 Pflanzen Gr.: 8 cm	CO_2: 10,61 Vol.%	11—12 M.	ccm 14,3	13,6	10,5	—	—
„ „	Dieselb. Pflanz.	CO_2: 15,54 Vol.% 5% K_3PO_4	12,15 bis 1,15 Nm.	„ 6,8	6,55	4,2	40%	Starke Plasmol. überall
22. Sept.	5 Pflanzen Gr.: 8 cm	CO_2: 15,54 Vol.%	10,30 bis 11,30 Vm.	ccm 2,0	1,95	1,5	—	—
„ „	Dieselb. Pflanz.	CO_2: 16,09 Vol.% 4% K_3PO_4	11,45 bis 12,45 M.	„ 1,6	1,6	1,2	80%	Anfang. Plasmolyse in allen Zellen
24. „	5 Pflanzen Gr.: 8 cm	CO_2: 13,63 Vol.%	12,30 bis 1,30 Nm.	„ 3,1	3,05	2,2	—	—
„ „	Dieselb. Pflanz.	CO_2: 10,61 Vol.% 3% K_3PO_4	1,45 bis 2,45 Nm.	„ 4,2	4,1	3,0	136%	Keine Plasmolyse. Alles normal

(Fortsetzung der Tabelle.)

I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	XI
		Potamogeton crispus.						
19. Sept.	6 Pflanzen Gr.: 10 cm	CO_2: 13,41 Vol.%	12—1 Nm.	ccm 5,8	5,6	4,5	—	—
„ „	Dieselb. Pflanz.	CO_2: 14,08 Vol.% 4 % K_3PO_4	1,35 bis 2,15 Nm.	„ 4,3	4,2	3,7	82%	Anfang. Plasmolyse in allen Zellen
23. „	6 Pflanzen Gr.: 10 cm	CO_2: 11,22 Vol.%	12—1 Nm.	„ 6,2	6,0	4,0	—	—
„ „	Dieselb. Pflanz.	CO_2: 14,52 Vol.% 3 % K_3PO_4	1,15 bis 2,15 Nm.	„ 7,4	7,2	4,6	115%	Keine Plasmolyse

Wir erhalten somit das überraschende Resultat, dass Trikaliumphosphat die Sauerstoffausscheidung sogar begünstigt, sofern die plasmolytische Grenze nicht überschritten wird, über welche hinaus bei *Ceratophyllum* und *Potamogeton* die Assimilation nur ein wenig herabgedrückt wird, während sie bei *Elodea* bald gänzlich aufgehoben wird.

Hier war an eine Zunahme des CO_2-Gehaltes meist nicht zu denken, wie die CO_2-Bestimmungen nachweisen. An eine Schwankung der Lichtintensität war auch nicht zu denken, weil alle Versuche, über die in dieser Arbeit berichtet wird, an vollkommen heiteren Tagen ausgeführt wurden und ausserdem die eudiometrische Methode von kleinen momentanen Lichtschwankungen unabhängig ist; das Fenster lag ja gerade nach Süden und ich arbeitete nur in den hellsten Tagesstunden.

Leider liegen Messungen des Leitvermögens von Trikaliumphosphat nicht vor; wir dürfen aber annehmen, dass die elektrische Leitfähigkeit einer wässerigen K_3PO_4-Lösung sehr klein ist, weil das Leitvermögen einer 5proc. KH_2PO_4-Lösung nur $\varkappa_{18} \cdot 10^4 = 238$ beträgt[1]).



wesentliche Rolle dabei spielen kann. Ich hatte leider keine Zeit, mich in solche interessante Fragen zu vertiefen.

Jedenfalls zeigen schon folgende Versuche mit stark dissociirten Salzen der Alkalien, dass, trotz der geringen Anzahl meiner Versuche, in Bezug auf die ungünstige Wirkung auf die Sauerstoffausscheidung aus Wasserpflanzen eine Gruppirung der angewandten Salze in starke und schwache der Gruppirung nach dem elektrolytischen Verhalten entspricht.

Uebrigens war im Lichtapparat dieselbe Erscheinung zu beobachten. Uebertragung in hypotonische K_3PO_4-Lösungen bewirkte keine Aenderung in der Curve der Lichtwirkung, während in hypertonischen K_3PO_4-Lösungen die Thätigkeit so schnell sank, dass eine genaue Verfolgung der Lichtwirkung unmöglich war.

Versuche mit Chlornatrium.

Gasometrische Messungen.

I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IV
			Elodea canadensis.					
26. Sept.	8 Pflanzen Gr.: 7 cm	Brunnenwasser	11—12 M.	ccm 2,7	2,6	1,9	—	—
„ „	Dieselb. Pflanz.	2% NaCl 0,34 Aeq. (3,42 KNO_3)	12,15 bis 1,15 Nm.	„ 0,9	0,9	0,6	31%	Plasmolyse überall
27. Sept.	8 Pflanzen Gr.: 7 cm	Brunnenwasser	11—12 M.	ccm 3,8	3,7	2,3	—	—
„ „	Dieselb. Pflanz.	1% NaCl 0,17 Aeq. (1,71 KNO_3)	12,15 bis 1,15 Nm.	„ 2,0	2,9	1,3	56%	Keine Plasmolyse. Aggregation der Chloroplasten u. Stillstand der Plasmaströmung
			Ceratophyllum demersum.					
27. Sept.	8 Pflanzen Gr.: 8 cm	Brunnenwasser	1,30 bis 2,30 Nm.	ccm 2,0	2,0	1,2	—	—
„ „	Dieselb. Pflanz.	2% NaCl	3—4 Nm.	„ 0,8	0,8	0,6	50%	Anfang. Plasmolyse. Sonst anscheinend normal
29. „	8 Pflanzen Gr.: 8 cm	Brunnenwasser	12,30 bis 1,30 Nm.	„ 2,3	2,2	1,6	—	—
„ „	Dieselb. Pflanz.	1% NaCl	1,45 bis 2,45 Nm.	„ 1,4	1,4	0,9	56%	Keine Plasmolyse. Alles anscheinend normal
			Potamogeton crispus.					
26. Sept.	5 Pflanzen Gr.: 10 cm	Brunnenwasser	1,30 bis 2,30 Nm.	ccm 2,3	2,25	1,4	—	—
„ „	Dieselb. Pflanz.	2% NaCl	2,45 bis 3,45 Nm.	„ 0,7	0,7	0,5	35%	Plasmol. überall
29. „	5 Pflanzen Gr.: 10 cm	Brunnenwasser	10—11 Vm.	„ 1,4	1,4	0,9	—	—
„ „	Dieselb. Pflanz.	1% NaCl	11,15 bis 12,15 M.	„ 0,5	0,5	0,4	44%	Keine Plasmolyse

Wir haben somit in Chlornatrium ein Salz, das eine starke Wirkung auf die CO_2-Zersetzung ausübt, was übrigens altbekannt und aus der fast vollständigen Dissociation sowie der grossen Beweglichkeit der freien Ionen bei solcher Concentration leicht zu erklären ist. Das trat in den Versuchen mit verschiedener Lichtintensität am besten hervor, in denen die Blasenausscheidung fortwährend verlangsamt war, sodass die Zusammenstellung einer deutlichen Lichtwirkungscurve überhaupt unmöglich erschien. In dieser Hinsicht erwies sich jedoch *Elodea* etwas widerstandsfähiger als die übrigen Pflanzen und in allen war die fortwährende Verminderung der Blasenausscheidung eine ziemlich langsame.

Versuche mit Chlorkalium.

Gasometrische Messungen.

I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX
			Elodea canadensis.					
2. Oct.	5 Pflanzen Gr.: 7 cm	Brunnenwasser	11—12 M.	ccm 2,2	2,1	1,5	—	—
„ „	Dieselb. Pflanz.	2% KCl 0,27 Aeq. (2,72 KNO_3)	12,10 bis 1,10 Nm.	„ 1,2	1,2	0,8	53%	Keine Plasmolyse; systroph. Aggregation der Chloroplasten
„ „	6 Pflanzen Gr.: 7 cm	Brunnenwasser	1,25 bis 2,25 Nm.	„ 2,3	2,2	1,5	—	—
„ „	Dieselb. Pflanz.	3% KCl 0,40 Aeq. (4,02 KNO_3)	2,40 bis 3,40 Nm.	„ 1,3	1,3	0,7	47%	Plasmol. überall. Aggregation des Polioplasmas
			Ceratophyllum demersum.					
30.Sept.	5 Pflanzen Gr.: 8 cm	Brunnenwasser	1,30 bis 2,30 Nm.	ccm 3,3	3,2	2,6	—	—
„ „	Dieselb. Pflanz.	2% KCl	2,40 bis 3,40 Nm.	„ 2,2	2,2	1,6	61%	Plasmol. überall
1. Oct.	8 Pflanzen Gr.: 7 cm	Brunnenwasser	1,30 bis 2,30 Nm.	„ 3,8	3,7	2,5	—	—
„ „	Dieselb. Pflanz.	1% KCl 0,13 Aeq. (1,34 KNO_3)	2,40 bis 3,40 Nm.	„ 2,8	2,8	2,1	84%	Keine Plasmolyse. Alles anscheinend normal
			Potamogeton crispus.					
30.Sept.	7 Pflanzen Gr.: 8 cm	Brunnenwasser	11—12 M.	ccm 3,0	3,0	2,1	—	—
„ „	Dieselb. Pflanz.	2% KCl	12,15 bis 1,15 Nm.	„ 2,4	2,4	1,8	85%	Alle Zellen plasmolysirt
1. Oct.	5 Pflanzen Gr.: 8 cm	Brunnenwasser	11—12 M.	„ 3,2	3,1	2,5	—	—
„ „	Dieselb. Pflanz.	2% KCl	12,15 bis 1,15 Nm.	„ 3,0	3,0	2,2	88%	Keine Plasmolyse

Chlorkalium wirkt also auf die CO_2-Zersetzung nicht so stark wie Chlornatrium, was zum Theil in den Versuchen Jacobi's auch zu erkennen war. In Bezug auf die Lichtwirkung siehe unter NaCl. — Hier könnte wohl die Frage wieder auftauchen, ob das K-Ion eine besondere Rolle dabei spielt. Die folgenden Versuche mit $NaNO_3$ gestatten aber keinen sicheren Schluss weder in dieser Frage, noch in der anderen, ob die Herabsetzung der Sauerstoffausscheidung bei den vier Salzen KNO_3, $NaNO_3$, KCl, NaCl, die sich in elektrolytischem Zustande ähnlich verhalten, proportional ihrem Dissociationsgrade ist. Das Leitvermögen einer 5proc. wässerigen Lösung dieser Salze ist nämlich bei 18° folgendes (Kohlrausch und Holborn, l. c.):

Chlorkalium . . . . . $\Lambda = \frac{\varkappa}{\eta} = 99{,}9$
Chlornatrium . . . . „ 76,0
Kaliumnitrat . . . . . „ 89,2
Natriumnitrat . . . . „ 71,8,

während NaCl stärker als KCl, KNO_3 aber stärker als $NaNO_3$, die beiden Nitrate stärker als die Chloride wirken.

Versuche mit Natronsalpeter.

Gasometrische Messungen.

I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX
			Elodea canadensis.					
7. Oct.	8 Pflanzen Gr.: 6 cm	Brunnenwasser	11—12 M.	ccm 1,8	1,8	1,3	—	—
„ „	Dieselb. Pflanz.	2 % $NaNO_3$ 0,23 Mol. (2,36 KNO_3)	12,15 bis 1,15 Nm.	„ 1,4	1,4	1,0	77 %	Keine Plasmolyse
„ „	8 Pflanzen Gr.: 6 cm	Brunnenwasser	1,30 bis 2,30 Nm.	„ 1,4	1,4	1,0	—	—
„ „	Dieselb. Pflanz.	3 % $NaNO_3$ 0,35 Mol. (3,54 KNO_3)	2,45 bis 3,45 Nm.	„ 0,4	1,4	0,3	30 %	Ueberall Plasmol.
			Ceratophyllum demersum.					
4. Oct.	6 Pflanzen Gr.: 9 cm	Brunnenwasser	12—1 M.	ccm 3,8	3,6	2,7	—	—
„ „	Dieselb. Pflanz.	3 % $NaNO_3$	1,15 bis 2,15 Nm.	„ 0,9	0,9	0,7	25 %	Alle Zellen plasmolysirt
5. „	6 Pflanzen Gr.: 9 cm	Brunnenwasser	12—1 M.	„ 2,9	2,9	2,0	—	—
„ „	Dieselb. Pflanz.	2 % $NaNO_3$	1,15 bis 2,15 Nm.	„ 1,6	1,6	1,2	60 %	Keine Plasmolyse

(Fortsetzung der Tabelle.)

I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX
			Potamogeton crispus.					
3. Oct.	7 Pflanzen Gr.: 6 cm	Brunnenwasser	11—12 M.	ccm 2,6	2,6	1,8	—	—
„ „	Dieselb. Pflanz.	2 % $NaNO_3$	12,15 bis 1,15 Nm.	„ 1,3	1,3	0,8	44 %	Keine Plasmolyse
6. „	7 Pflanzen Gr.: 6 cm	Brunnenwasser	11—12 M.	„ 5,2	5,0	3,7	—	—
„ „	Dieselb. Pflanz.	3 % $NaNO_3$	12,15 bis 1,15 Nm.	„ 1,7	1,7	1,2	32 %	Sämmtl. Zellen in eben anfangender Plasmolyse

4. Ursächliches.

Ich hatte leider keine Zeit, auf die interessanten Wirkungen der Salze auf die Sauerstoffausscheidung belichteter submerser Pflanzen einzugehen, da mein Augenmerk sich auf eine andere Seite der Frage besonders richtete. Wie wir eben gesehen haben, lässt sich die Verlangsamung der photosynthetischen Thätigkeit bei Anwendung ultraoptimal concentrirten Lichtes in Gegenwart verschiedener Salze bedeutend und annähernd proportional der Concentration dieser letzteren vergrössern.

Es fragte sich nun wiederum (s. den 1. Abschnitt), ob diese Verringerung der CO_2-Zersetzung nur einer Lähmung der plasmatischen Thätigkeit oder auch einer Schädigung des Chlorophylls zuzuschreiben war. Die erste ist durch eine Reihe Studien über die Wirkungen von Salzen auf chlorophylllose Zellen sicher gestellt, wobei wir uns vorstellen dürfen, dass die Salze gleichzeitig das Plasma der Chloroplasten und das Cytoplasma direct wie auch beide correlativ beeinflussen. Aus folgenden Beobachtungen, die allerdings nicht gerade zahlreich sind, scheint es hervorzugehen, dass in Salzlösungen das Chlorophyll verändert wird. Es bleibt aber dahingestellt, ob das auf eine directe Einwirkung des Salzes auf den Farbstoff, was zunächst mehr als fraglich erscheint, oder aber auf eine Störung der engen Beziehungen zwischen Plasma und Pigment im Chromatophor zurückzuführen ist. In diesem Falle (wie übrigens auch bei der Lichtwirkung) dürfte wohl das von der Salzeinwirkung direct geschädigte Chloroplastenplasma das Chlorophyll vor der Oxydation nicht mehr schützen, die bekanntlich bei jeder ungünstigen Beeinflussung des plasmatischen Lebensbetriebes

einzutreten pflegt. Von den mehrfachen Beobachtungen, die ich in dieser Richtung gemacht habe, theile ich hier nur die beiden mit, zu denen die in Taf. V gezeichneten Spectra (No. 3—6) gehören.

Aus den *Elodea*-Pflanzen, die zu den gasometrischen Versuchen mit Chlorkalium gedient hatten (2. October), wie aus einer gleichen Zahl gleichgrosser Controllpflanzen wurden Chlorophyll[1]) und Carotin nach dem üblichen Verfahren extrahirt und separirt, wobei es ganz ausgeschlossen blieb, dass nach der Abbrühung mit heissem Wasser Chlorkalium in den Auszug resp. in die Separate gelangen konnte. Wir dürfen somit die Chlorophylländerung, die in den Spectris 3 und 3, Taf. V, zu sehen ist, auf eine Wirkung intra vitam zurückführen. Es ist auch interessant, dass in 2proc. KCl-Lösung (No. 3) nur das Band IV verschwunden war, während in 3proc. KCl-Lösung (No. 4) ebenso das Band III fast unsichtbar geworden war. Das Benzinseparat sah makroskopisch auch etwas matt grün im Verhältniss zum entsprechenden aus den normalen Controllpflanzen gewonnenen Separat aus, und die Fluorescenz war fast vollständig erloschen. Das Carotinspectrum und das makroskopische Aussehen des Alkoholseparates waren ganz normal.

Noch mehr angegriffen erscheint das Chlorophyll im Spectrum 5. Dies war das Benzinseparat aus dem alkoholischen Auszuge der *Potamogeton*-Pflanzen, die zum gasometrischen Versuch mit 3proc. $NaNO_3$-Lösung verwandt worden waren. Hier fehlten die Bänder II und IV, und das Band III war so schwach geworden, dass ich nur mit grosser Mühe seine Existenz nachweisen konnte. Das entsprechende Alkoholseparat erschien makroskopisch etwas grünlich und in der That kann man im Spectrum 6 sehen, dass dieses Carotin einen ziemlich starken Absorptionsstreifen im Roth aus unbekannten Gründen besass.

Ich kann aus solchen Beobachtungen schliessen, dass bei der Herabsetzung der Sauerstoffausscheidung belichteter Pflanzen durch Einwirkung von Salzen eine Zerstörung des Chlorophylls in derselben Richtung stattfindet, wie bei der Einwirkung ultraoptimal concentrirten Lichtes. Summiren sich beide Wirkungen mit einander, so

---

1) Ich brauche kaum zu betonen, dass ich immer von echtem, von Kohl (Carotin, 1902, p. 139) α-Chlorophyll genanntem Kyanophyll spreche, dessen spectroskopisches Verhalten neuerdings durch Schunck und Marchlewski (Journ. f. prakt. Chemie, LXII, 1900, p. 247) genauer studirt worden ist.

ist es wohl erklärlich, warum in den Versuchen, wo gleichzeitig grosse Mengen anorganischer Salze und intensives Licht in Anwendung kamen, eine viel stärkere Erniedrigung der Sauerstoffausscheidung statthatte, als bei den gasometrischen Versuchen, wo thunlichst das Licht gedämpft war.

Ich muss aber auf drei wichtige Umstände hinweisen.

Der erste ist der, dass die Chlorophyllzerstörung parallel mit der Beeinflussung der Sauerstoffausscheidung zu- oder abnimmt. Denn nach meinen Beobachtungen wächst sie mit der Concentration der Salzlösung (besonders mit dem Eintritt der Plasmolyse) bei KNO_3, $NaNO_3$, KCl, NaCl, K_2SO_4, kommt bei K_3PO_4 erst mit der Plasmolyse zum Vorschein und ist bei Anwendung von $MgSO_4$ überhaupt nie zu beobachten.

Zweitens findet diese Chlorophyllzerstörung bei lebenden Pflanzen in Salzlösungen nur im Lichte und zwar erst in einem sehr starken diffusen Lichte statt. Im Dunkeln bleibt sie immer aus, und, was besonders wichtig erscheint, der Zusatz oder die Anwesenheit irgend eines der obigen Salze hat im Dunkeln keinen Einfluss auf eine Chlorophylllösung. Es kommt somit hierbei überhaupt nie auf eine directe chemische Wechselwirkung zwischen Salz und Farbstoff an.

In der That erscheint das Spectrum des Chlorophylls unter diesen Bedingungen in derselben Richtung verändert, wie bei der einfachen Einwirkung eines diffusen Lichtes auf eine Chlorophylllösung oder eines concentrirten Lichtes auf das Chlorophyll in vivo, während bei directem Angriff auf das Chlorophyll, z. B. durch Säuren, sein Spectrum bekanntlich gerade im entgegengesetzten Sinne sich ändert.

Wir haben also alle Gründe anzunehmen, dass bei der Einwirkung der Salze direct nur das Protoplasma (kurz gesagt) entsprechend angegriffen wird und sich der Zusammenhang zwischen Plasma und Farbstoff proportional dieser Schädigung lockert, so dass das Chlorophyll der unvermeidlichen photochemischen Oxydation in entsprechendem Grade anheimfällt.

Wesentlich diese Gedanken veranlassten mich, einige Versuche mit Chinin anzustellen.

IV. Einige Versuche mit Chinin.

Die Einwirkung der Alkaloide auf verschiedene Phasen der CO_2-Assimilation grüner Pflanzen ist von Marcacci[1]), Ewart[2]), Schwartz[3]), Jacobi[4]) und neuerdings von Tréboux[5]) studirt worden, und man hat gefunden, zuerst dass Chinin die stärkste deprimirende Wirkung ausübt, dann dass sie im Lichte viel stärker als im Dunkeln ist, und zwar deshalb, weil das Chlorophyll bei Gegenwart von Chinin im Lichte viel rascher als im Dunkeln zersetzt wird. Die Alkaloide bringen meist nicht nur die CO_2-Assimilation zum Stillstand, sondern tödten auch die Protoplasten; indessen gelang es Ewart, Jacobi und Tréboux nach Auswaschung des Alkaloides die Sauerstoffausscheidung wieder zu steigern.

Ich habe einige Versuche mit Chinin ausgeführt, um die Beziehungen zwischen Chinineinwirkung, Lichtintensität und Chlorophyllzerstörung näher zu studiren, und gebe davon einige der deutlichsten wieder.

Versuche mit *Elodea canadensis*.

Ich theile hier zuerst als Beispiel einen Versuch über die Wirkung von Chinin bei constanter Lichtintensität mit:

I. Lichtstation: 1. Einheit: 10 Blasen.

Brunnenwasser:

1,45 Nm	1,50	2,0
2″ 8	3″ 2	3″

0,05 % Chinin (in Brunnenwasser):

2,2 Nm.	2,4	2,6	2,8	2,10	2,12	2,15
6″ 2	14″ 8	21″ 6	52″	82″	122″	Stillstand

Nach Uebertragung in Wasser keine Ausscheidung. Chlorophyll anscheinend normal. Turgorverlust; unter dem Mikroskope sieht man Stillstand der Protoplasmaströmung; sonst keine Veränderung.

1) Nuovo Giornale Botanico, II. Serie, III, 1895, p. 222—227.

2) Assimilatory Inhibition, 1896, p. 422.

3) Wirkungen von Alkaloiden auf Pflanzen im Lichte und im Dunkeln. Inaug.-Diss., Erlangen 1897, p. 10.

4) Jacobi, l. c., p. 325.

5) Tréboux, Flora 1903, p. 59.

Wie leicht zu verstehen, durfte auf eine Verfolgung der Einwirkung ultraoptimal concentrirten Lichtes bei Gegenwart von Chinin ohne weiteres verzichtet werden. — In mancher Hinsicht interessant sind folgende vergleichende Versuche über Chininwirkung im Lichte und im Dunkeln.

II. Lichtstation: 1. Einheit: 2 Blasen.

Brunnenwasser:

12,0 M.	12,15
5'' 5	6'' 5

0,5 Chinin.

12,16 M.	12,20	12,21	12,45	12,50
16'' 8	24'' 8	Verdunkelt	0	0

Turgorverlust; Plasmaströmung sistirt, Polioplasma mit Plastiden aggregirt; hier und da anfangende Plasmolyse. Farbe makroskopisch schmutziggrün; Chlorophyllspectrum stark geändert (siehe unten).

III. Einheit: 10 Blasen.

A. Diffuses Licht. 1 m Abstand vom Fenster.		B. Diffuses Licht. 2 m Abstand vom Fenster.
Brunnenwasser:		Brunnenwasser:
2,0 Nm.	3''	2'' 2
2,15 „	3''	2'' 2
0,5% Chinin:		0,5% Chinin:
2,16 Nm.	4'' 6	6'' 4
2,30 „	9''	12''
2,45 „	32''	42''
3,0 „	Stillstand	112''
3,15 „	—	Stillstand

In beiden Pflanzen beginnender Turgorverlust und Sistirung der Rotation; sonst keine Veränderung.

IV. Sonnenlicht. Einheit: 10 Blasen.

A. Brunnenwasser:		B. Brunnenwasser:
2,0 Nm.	4'' 2	4'' 4
2,15 „	3'' 4	5'' 4
2,30 „	3'' 3	5'' 4
0,5% Chinin:		Brunnenwasser
35 Nm.	3'' 8	4'' 7

Beide verdunkelt. Nach einer Stunde wieder in directem Sonnenlichte.

3,32 Nm.	keine Ausscheidung	4″
3,35 „	„ „	4″ 8

In beiden Pflanzen Sistirung der Protoplasmaströmung. In *A* anfangender Turgorverlust, sonst Chloroplasten in der Zelle regelmässig vertheilt. Grüne Farbe (augenscheinlich) gut erhalten.

V. Diffuses Licht. Einheit: 2 Blasen.

A. Brunnenwasser:		B. Brunnenwasser:
12,0 Nm.	2″	5″
12,10 „	3″	5″ 4
12,20 „	3″	5″ 2
0,5 % Chinin:		Brunnenwasser:
12,22 Nm.	2″ 3	5″
12,45 „	22″ 2	5″ 2
1,25 „	Stillstand	5″ 4

Aussehen wie im Versuch II.

Versuch mit *Ceratophyllum demersum.*

Diffuses Licht. Einheit: 5 Blasen.

A. Brunnenwasser:		B. Brunnenwasser:
12,0 M.	4″ 4	28″
12,15 „	3″	20″
0,5 % Chinin		Brunnenwasser
12,20 M.	6″ 4	18″
12,30 „	18″ 8	20″
1,5 „	Keine Ausscheidung	25″
1,46 „	—	40″

In *A* Turgorverlust, Aggregation und anfangende Plasmolyse. Ob eine Verfärbung eingetreten ist, ist nicht leicht zu entscheiden; makroskopisch wegen des Erythrophylls, mikroskopisch, weil in dieser Pflanze die Chloroplasten immer verschiedenfarbig sind.

Versuch mit *Potamogeton crispus.*

A. Brunnenwasser:		B. Brunnenwasser:
2,0 Nm.	5″	7″
2,30 „	5″ 4	9″

0,5 % Chinin		Brunnenwasser
2,34 Nm.	12″ 8	10″
2,45 „	28″ 4	10″ 4
3,30 „	Ausscheidung	10″ 8

In *A* Turgorverlust und Aggregation. Verfärbung schlecht nachzuweisen, weil *Potamogeton* immer schmutziggrün ist.

Die Augen genügen meistens, um die Verfärbung der Pflanze nach der Einwirkung des Chinins zu sehen; spectroskopisch kann man die Zersetzung des Chlorophylls durch Chininwirkung in vivo und ausser dem Organismus, im Lichte und im Dunkeln besser verfolgen.

Werden *Elodea*-Pflanzen oder alkoholischer Extrakt aus denselben im Lichte mit 0,05 % Chinin in Contact gebracht, so bemerkt man mit blossem Auge nach einigen Stunden eine Verfärbung, die im Dunkeln nicht so rasch einzutreten pflegt und jedenfalls nicht so stark ausgeprägt erscheint. 7 Taf. V ist das Spectrum eines Petroleumbenzinseparates aus *Elodea*-Pflanzen, die etwa eine halbe Stunde in schwachem diffusem Lichte in 0,05 % Chinin verweilt hatten: Bd. II und IV fehlen, Bd. III ist bedeutend schwächer geworden.

9 ist das Spectrum eines Benzinseparates aus einem Alkoholauszuge aus normal gehaltenen *Elodea*-Pflanzen, der, mit drei Tropfen einer 0,05 proc. Chininlösung versetzt, eine halbe Stunde in schwachem diffusem Lichte verblieb. Alle Absorptionsstreifen mit Ausnahme des I. sind verschwunden.

Bei 8 ist das Spectrum eines Benzinseparates abgezeichnet, das ich aus einem alkoholischen Extract von *Elodea*-Pflanzen erhielt, die eine halbe Stunde im Dunkeln in 0,05 % Chininlösung verweilt hatten; Bd. III ist verschwunden, II und IV merklich abgeschwächt.

Bei 10 kann man das Spectrum eines Benzinseparates sehen, das aus dem alkoholischen Extract normaler *Elodea*-Pflanzen gewonnen, mit drei Tropfen 0,05 proc. Chininlösung versetzt und im Dunkeln eine halbe Stunde aufbewahrt wurde: Bd. III fehlt, Bd. II und IV sind ganz normal.

Die entsprechenden Carotinspectra erschienen immer normal, und das Gleiche gilt für die gleichzeitig beobachteten Normalspectra von Auszügen und Separaten, die von normalen, mit Chinin nicht behandelten Controllpflanzen gewonnen und im Dunkeln aufbewahrt

waren. Die Spectra der aus normalen Controllpflanzen bereiteten, parallel mit 7 und 9, aber ohne Chininzusatz aufbewahrten Benzinseparate hatten als gemeinsames Spectrum das bei 11 abgebildete, wo Bd. IV fehlt und II bedeutend schwach geworden ist. — Hier kann ich noch einmal nebenbei bemerken, dass mit dieser Abschwächung der kleinen Bänder der Verlust der Fluorescenz gleichen Schritt hält[1]).

Es wird somit gezeigt, dass Chinin mit dem Farbstoff selbst in chemische Wechselwirkung eintritt. Diese Wirkung führt aber annähernd zu denselben Veränderungen in den optischen Eigenschaften, die bei einfacher Oxydation des Chlorophylls am Lichte stattfinden. Das erklärt auch, warum die Chlorophyllzersetzung in Chininlösungen im Lichte stärker als im Dunkeln ist; hier wirkt nur das Chinin, dort summiren sich Chinin- und Lichtwirkung.

Betrachten wir nun die Chininwirkung als eine im Dunkeln und im Lichte gleich verlaufende, so kann man annehmen, dass, wie bei Gegenwart von Salzen, in Chininlösungen der Zusammenhang zwischen Chloroplastenplasma und Chlorophyllfarbstoff locker wird, weil das Plasma im Allgemeinen vom Alkaloid stark geschädigt wird, so dass gleichzeitig mit der Einwirkung des Chinins die photochemische Oxydation des Chlorophylls Platz greift. Da, während die Chininwirkung vom Lichte unabhängig ist, die photochemische Oxydation des Chlorophylls mit der Lichtintensität rasch zunimmt, erhält man obige Resultate in Bezug auf die Wirkung der Alkaloide im Lichte und im Dunkeln.

Wir können die Einwirkungen von intensivem Licht, Salzen und Chinin auf die CO_2-Zersetzung durch grüne Pflanzen übersichtlich miteinander vergleichen, wenn wir sagen, dass bei Anwendung von ultraoptimal concentrirtem Lichte und in Salzlösungen das Protoplasma und der plasmatische Bestandtheil des Chloroplasten primär, der Chlorophyllfarbstoff secundär afficirt wird, während in Chininlösungen die plasmatischen Grundlagen auch primär, das Chlorophyll durch die Alkaloideinwirkung primär und durch das Licht secundär angegriffen werden.

---

1) Hagenbach, Untersuchungen über die optischen Eigenschaften des Blattgrüns. Poggendorf's Annalen, CXLI, 1870, p. 245.

V. Resultate und Schlussbetrachtungen.

Die Ergebnisse dieser Arbeit lassen sich kurz folgendermassen zusammenstellen:

Beim Wechsel der Lichtintensität reguliren die Chloroplasten ihre CO_2-zersetzende Thätigkeit nicht momentan in dem der Grösse des Lichtwechsels entsprechenden Maasse, so dass eine gewisse Zeit (5—10′) erforderlich ist, um eine sichere Vorstellung von der Veränderung ihrer Leistung zu gewinnen. Diese Schwankungen können ebensowohl in einem Ueberschuss wie einer zu starken Verminderung der Sauerstoffausscheidung in den ersten Momenten nach dem Uebergang bestehen. Der erste Fall ist bei Lichtzunahme häufig, der zweite bei Lichtabnahme die Regel.

Wird die Exposition in den einzelnen Abstufungen des concentrirten Lichtes mit Rücksicht auf das eben erwähnte Verhalten der Chloroplasten genügend lang ausgedehnt, so findet man, dass die Curve der Wirkung der Lichtintensität auf die Sauerstoffausscheidung belichteter grüner Pflanzen ein Optimum besitzt, dessen Ueberschreitung einen Abfall der Curve bewirkt. Dieser Abfall kann entweder primär oder secundär auftreten; im letzteren Falle weist die Curve ein vom Optimum getrenntes Maximum der Sauerstoffausscheidung auf.

Die Curve der Lichtwirkung sinkt bei Gegenwart von Substanzen, die auf die CO_2-Zersetzung eine nachtheilige Wirkung ausüben, viel rascher als ohne solche Untersuchung, und zwar proportional ihrer Concentration. Als solche Substanzen wurden in dieser Kohlensäure und eine Reihe anorganischer Salze angewandt.

Das Lichtoptimum für die CO_2-Zersetzung entspricht für die untersuchten Pflanzen (*Elodea canadensis*, *Ceratophyllum demersum*, *Potamogeton crispus*, *Zannichellia palustris*) im Brunnenwasser etwa $^1/_4$ der Intensität des Sonnenlichtes und verschiebt sich nach dem stärkeren Lichte mit der Zunahme, nach dem schwächeren mit der Abnahme des CO_2-Gehaltes des Wassers.

Das ultraoptimal concentrirte Sonnenlicht bewirkt momentanen Stillstand der Protoplasmaströmung und, wenn der Angriff genügend stark ist, Aggregation des Polioplasmas mit den eingeschlossenen Plastiden in einen centralen Klumpen; dadurch kann schon eine Verminderung der CO_2-Zersetzung bedingt werden. — Ausserdem treten in intensivem Lichte Ermüdungserscheinungen der Chloroplasten

(beginnende Inactivirung) auf, die mit der genannten Aggregation nichts zu thun haben, und die dieselben Gesetzmässigkeiten wie die Ermüdung eines isolirten Muskels aufweisen, wenn für ähnliche Bedingungen, nämlich für die Application eines intermittirenden Reizes, gesorgt wird.

Nach dem Zurückversetzen der Chloroplasten in optimale Bedingungen findet eine progressive Erholung ihrer Thätigkeit statt, die umgekehrt proportional der Stärke des Angriffes ist. Jedenfalls erholt sich die CO_2-Zersetzung sehr viel früher wieder als die Protoplasmaströmung.

Bei Darbietung einer nicht optimalen Menge Kohlensäure, sowie unter dem Einfluss der Salze wird mit der Zunahme der Concentration dieser Substanzen die Ermüdung grösser (bei CO_2 findet dasselbe in infraoptimalem CO_2-Gehalte statt), und die Erholung ist um so langsamer und geringer.

Bei einer noch so geringen Herabsetzung der CO_2-Zersetzung durch intensives Licht wird schon der Chlorophyllfarbstoff angegriffen. Nach einer solchen Schädigung tritt eine Wiederbildung des Chlorophylls nie ein.

Die Sauerstoffausscheidung belichteter Wasserpflanzen wächst mit steigendem CO_2-Gehalte des Wassers nur bis zu einem CO_2-Optimum, um dann wieder zu sinken. Trotzdem treten mit der weiteren Zunahme der CO_2-Zufuhr immer mehr Blasen aus den Pflanzen aus; es handelt sich jedoch dabei um Kohlensäuregas, das durch die Pflanze wie durch eine Wasserschicht dringt und sich in Blasen um die Gastheilchen ansammelt, die von den Zellen ausgeschieden werden.

Das CO_2-Optimum verschiebt sich mit dem Variiren der Lichtintensität, und zwar in gleicher Richtung.

Anorganische Salze üben verschiedene Wirkungen aus. Die einwerthigen Salze der Alkalien (KNO_3, $NaNO_3$, KCl und NaCl) setzen die CO_2-Zerspaltung unter den untersuchten Salzen am stärksten und ziemlich gleich herab, dann kommen, nach der Abnahme dieser ungünstigen Wirkung angeordnet, K_2SO_4, $MgSO_4$ und K_3PO_4. Das letztere begünstigt sogar die CO_2-Zersetzung, obwohl nur in hypotonischer Lösung. Jedenfalls scheint es, dass die relative Wirkung der obigen Salze eine Function der elektrolytischen Dissociation ist, indem ein Salz um so weniger schädlich einwirkt, je weniger es dissociirt ist.

Parallel mit der Veränderung der CO_2-Zersetzung in den Salzlösungen geht die Zerstörung des Chlorophylls vor sich. Spectroskopisch kann man constatiren, dass diese Zerstörung mit der photochemischen Oxydation einer Chlorophylllösung im Lichte extra vivum identisch ist.

Chinin in 0,5 proc. Lösung bewirkt vollständiges Erlöschen der CO_2-Zersetzung, und zwar ohne die Möglichkeit einer Erholung, neben einer Reihe anderweitiger Schädigungen im Protoplasten. Dabei wird der Chlorophyllfarbstoff in doppelter Weise angegriffen, erstens durch directe chemische Wirkung des Chinins, zweitens durch gewöhnliche photochemische Oxydation bei der Störung der innigen Beziehungen des Farbstoffes zu dem vom Chinin geschädigten Plasma des Chromatophors.

Wir dürfen als Gesammtresultat dieser Arbeit die Grundthatsache betrachten, dass im photosynthetischen Betriebe der CO_2-Assimilation durch grüne Pflanzen die wesentlichste Rolle der plasmatischen Thätigkeit des farblosen Bestandtheils der Chloroplasten zufällt. Das Plasma des Chloroplasten arbeitet, ermüdet und erholt sich; das Chlorophyll bleibt dabei in den meisten Fällen primär ganz indifferent. Mit der Schädigung des plasmatischen Bestandtheiles fällt aber unmittelbar das Chlorophyll der nunmehr unvermeidlichen photochemischen Oxydation anheim, so dass in diesem Sinne die Reactionen und Schädigungen des Plasmas und des Farbstoffes praktisch untrennbar erscheinen.

Diese Labilität des Chlorophyllfarbstoffes kommt in günstigen Bedingungen nicht zum Vorschein, weil das sich in normaler Stimmung befindliche Plasma des Chloroplasten für den Schutz seines Farbstoffes continuirlich sorgt. Auf welche Weise diese innige Wechselwirkung zu Stande kommt, können wir heute absolut nicht sagen, weil wir gar nicht wissen, wie der Farbstoff mit dem farblosen Theil des Chloroplasten verbunden ist. Es wird vielleicht etwas Licht auf diesen Punkt durch die Kenntniss der chemischen Vorgänge im arbeitenden und ermüdenden Chloroplastenplasma geworfen werden, insofern als die Zerstörung des Chlorophylls sich als eine nothwendige und constante Consequenz der Ermüdung ergiebt.

Jedenfalls spricht nichts für die Annahme, Chlorophyll werde im starken Lichte beständig zersetzt und regenerirt, welche Annahme

nach ihren Vertretern eine Brücke zu der Hypothese einer chemischen Sensibilisation durch Chlorophyll darstellen soll. Die bisherigen Erfahrungen zeigen dagegen, dass durch Licht einmal zerstörtes Chlorophyll nicht mehr regenerirt werden kann.

In Bezug auf die andere Frage, wie die chemosynthetische Stärkebildung, die allerdings als Maassstab für die CO_2-Assimilation nur unter Umständen verwerthet werden kann, von chemischen und physikalischen Agentien beeinflusst wird, möchte ich nur bemerken, dass sie im Experiment von der photochemischen CO_2-Zersetzung streng getrennt zu halten ist. Es wird wahrscheinlich speciell darauf gerichteten Arbeiten der Nachweis gelingen, dass sie anderen Gesetzmässigkeiten als die unter Ausnutzung der Lichtenergie sich abspielende CO_2-Zersetzung im Chlorophyllapparate gehorcht, denn es dürfte wohl ein principieller Unterschied zwischen Stärkebildung in Chloroplasten und z. B. Glykogenbildung in Hefezellen nicht existiren.

Vorliegende Arbeit wurde vom März bis October 1902 in Modena mit Unterstützung mehrerer Universitätsinstitute, deren Directoren ich mich zu verbindlichstem Dank verpflichtet fühle, ausgeführt. Das Manuscript wurde jedoch erst in Leipzig niedergeschrieben, wobei die reichen bibliographischen Mittel des hiesigen Institutes mir vom Vorstande Herrn Geheimrath Prof. W. Pfeffer gütigst zur Verfügung gestellt worden sind. Auch ihm möchte ich meinen herzlichsten Dank für sein jederzeit freundliches Entgegenkommen aussprechen.

Leipzig, Februar 1903.

Figuren-Erklärung.

Tafel IV.

Elodea. Mittlere Curven der Lichtwirkung. *a* mit 1—15 Vol.-% CO_2 (unter diesen sind auch alle Versuche mit Brunnenwasser mit eingezogen); *b* mit 15—30 Vol.-% CO_2, *c* mit 30—50 Vol.-% CO_2. Aufenthalt in jeder Station: 10′, d. h. zwischen dem zuerst und dem zuletzt in jeder Station beobachteten, durch eine verticale Linie hier miteinander verbundenen Werthen sind 10′ verflossen. Die punktirte Linie stellt die eigentliche Curve der Lichtwirkung dar, wenn man 10′ als eine genügend lange Zeit für

die entsprechende Regulirung der Chloroplastenthätigkeit annehmen will. Die Pfeile geben die Richtung an, nach welcher die Pflanze auf den Schienen verschoben wurde. Die eine Variable ist die Lichtintensität ausgedrückt durch die Stationen meines Apparates, die andere die Zeit in Secunden, die für die Ausscheidung von 1 Kasten [illegible] (= 10 Blasen) nothwendig war.

Ceratophyllum. Alle Angaben wie bei *Elodea.* *a* mit 1—15 Vol.-%, *b* [illegible] 15—30 Vol.-% CO_2.

Potamogeton. Wie bei *Ceratophyllum.*

Tafel V.

Sämmtliche Spectra bei 3 mm Schichtendicke abgezeichnet.

Im Text findet man die Angaben der Lösungen, von welchen diese Spectra entnommen wurden.

Berichtigung.

In meiner in diesen Jahrbüchern (Bd. XXXIX, p. 167) vor kurzem erschienenen Arbeit habe ich beim Durchlesen ein unangenehmes Versehen entdeckt. Bei der Erklärung der Tabellen zu den Versuchen mit Salzen (p. 202, unten) steht: „. . . VI das nach Auslaugen mit Kalilauge, VII desgl. mit pyrogallussaurem Kali zurückgebliebene Gasquantum . . . .“ Es sollte heissen: „. . . VI das nach Auslaugen mit Kalilauge zurückgebliebene, VII das durch pyrogallussaures Kali absorbirte Gasquantum . . .“ Man würde sonst glauben, ich habe die Stickstoffausscheidung an Stelle der Sauerstoffausscheidung studirt.

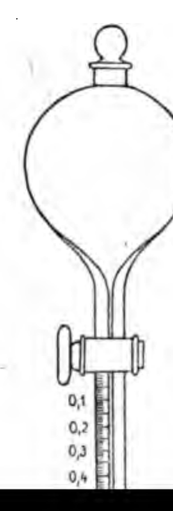
Die abweichenden Resultate mit $MgSO_4$ und K_3PO_4 (a. a. O. p. 206—208, 210—213) waren mir bereits aufgefallen; einerseits hatte ich aber in Leipzig keine Gelegenheit, die Versuche zu wiederholen, andererseits stimmten sämmtliche Versuchsprotokolle in dem angeführten Sinne überein. Als ich im September dieses Jahres nach Hause zurückgekehrt war, habe ich gleich neue Versuche angestellt und constatiren müssen, dass jene Zahlen durch falsche CO_2-Titrationen bedingt sind.

Sowohl im vorigen Jahre wie diesmal fügte ich, um das Phosphat resp. das Magnesiumsalz vor dem Barytzusatz zu fällen, soviel von 5- oder 10proc. $BaCl_2$- und NH_4Cl-Lösungen hinzu, dass ein weiterer Zusatz keinen Niederschlag mehr bewirkte. Da aber ein ziemlich hoher Gehalt an K_3PO_4 und besonders $MgSO_4$ erreicht wurde, so kam schliesslich eine solche Menge Chlorammonium in Anwendung, dass die Titration mit Phenolphthaleïn als Indicator unstatthaft war. Das habe ich neuerdings durch zahlreiche, vergleichende CO_2-Bestimmungen in Wasser mit und ohne jene Salze festgestellt. Wie war ich zu solchen Resultaten gekommen?

Es liegt nahe anzunehmen, dass bei den Versuchen, wo $MgSO_4$ resp. K_3PO_4 eine begünstigende Wirkung auf die Sauerstoffausscheidung ausübten, zufällig ein höherer CO_2-Gehalt vorhanden war, als bei den Vorversuchen. — Bleibt der CO_2-Gehalt constant, so wird die Sauerstoffausscheidung durch beide Salze proportional ihrer Concentration herabgesetzt.

Aus dem erwähnten Grunde ist es unmöglich, mit diesen beiden Salzen exact zu arbeiten; in Brunnenwasser, das einen ziemlich constanten CO_2-Gehalt besitzt, verursachen sie mehr oder minder starke Phosphatniederschläge; in destillirtem Wasser aufgelöst, machen sie die CO_2-Titration unmöglich. Ich habe diesmal das erste Lösungsmittel verwendet, da es sich gezeigt hat, dass auch kleine Unterschiede im CO_2-Gehalt viel wirksamer sind, als die osmotischen Einflüsse der Salze. Diese wurden also in Brunnenwasser aufgelöst und dann abfiltrirt. Zur Controlle habe ich auch K_2HPO_4 und KH_2PO_4 untersucht und theile hier nur die Verhältnisszahlen der einstündigen Sauerstoffausscheidung in der Salzlösung zur einstündigen, vorher gemessenen Sauerstoffausscheidung in Brunnenwasser, = 1, mit. Versuchsobject: *Elodea canadensis*.

	I.		II.		
hypotonisch	2 % K_3PO_4	0,23	4 % $MgSO_4 + 7$ aq (= 1,96 % $MgSO_4$)	0,84	hypotonisch
	„ K_2HPO_4	0,67	8 „ „ „ „ (= 3,91 „ „)	0,70	hypotonisch
	„ KH_2PO_4	2,78	12 „ „ „ „ (= 5,86 „ „)	0,24	(z. Th. eben hypertonisch)
			16 „ „ „ „ (= 7,81 „ „)	0,18	(stark hypertonisch[1]))



Bei Anwendung von saurem Phosphat wird die Sauerstoffausscheidung beschleunigt, was den Resultaten von Tréboux entspricht.

Andererseits haben erneute Versuche wiederum gezeigt, dass, wenn man den CO_2-Gehalt der Salzlösung nur etwa von 10 auf 15 ccm % steigert[2]), jeder osmotische Einfluss der Salze verschwindet und die Chloroplasten viel mehr Sauerstoff entwickeln, als vorher im Brunnenwasser. Desgleichen haben neue Versuche wiederum ergeben, dass unter solchen Bedingungen das Chlorophyll vom Licht gar nicht angegriffen wird, was dagegen geschieht, wenn in denselben Salzlösungen den Chloroplasten nicht genügend CO_2 zur Verfügung steht. Thatsache ist es, dass die stärkere In- [redacted]

Inzwischen habe ich meinem Apparat eine bessere Form gegeben, wie aus der Figur ersichtlich ist. Die fast capillar ausgezogene, dickwandige Röhre ist unter dem Hahn in $^{1}/_{100}$ ccm getheilt. Die untere Erweiterung dient zur Aufnahme der Stengelquerschnitte. Man kann mit nur 2—3 Pflanzen arbeiten, und die Versuche brauchen bloss 15—30′ zu dauern. Ich verfahre gewöhnlich so, dass ich die Zeit messe, die für die Ausscheidung eines halben Cubikcentimeter Gas nothwendig ist.

Ausserdem sind folgende Druckfehler zu berichtigen:

p. 206,	Tabelle,	Col. VIII:	anstatt	„190%“	lies	„100%“,
p. 215,	„	„ VI:	„	„1,4“	„	„0,4“,
„	„	„ VIII:	„	„30%“	„	„33%“.

Die physiologische Bedeutung einiger Glykoside.

Von

Th. Weevers.

Capitel I.

Literatur und Methode.

Den Glykosiden wurden in letzterer Zeit von den Phytochemikern vielfache Untersuchungen gewidmet. Es kam mir nun wünschenswerth vor, auch die physiologische Bedeutung dieser Stoffe weiter zu erforschen. An Muthmassungen über die von den Glykosiden beim Stoffwechsel gespielte Rolle hat es zwar nicht gefehlt, denn die Annahme lag auf der Hand, dass die in den Glykosiden enthaltenen Zucker nicht zwecklos aufgespeichert bleiben würden. Schlagende Beweise für die Richtigkeit dieser Meinung hat man aber nicht beigebracht. Völlig unerklärt blieb, warum diese Zucker an Benzolderivate gebunden sind.

Pfeffer (Pflanzenphysiologie I, Cap. VIII, § 87) spricht sich dahin aus, dass die Verbindungen der Benzolderivate mit Kohlenhydraten zur Bildung schwer diosmirender Stoffe dienen dürften, die sich zur Aufspeicherung der Zucker in den Zellen eignen; bei deren Zerspaltung bleibe der Phenolkörper intact zurück, um später wieder zur Bindung anderer Zucker zu dienen. Er fügt aber hinzu: „freilich ist das zunächst nur eine Vermuthung, die mit dem scheinbar aplastischen Verhalten gewisser und der totalen Verarbeitung anderer Glykoside wohl vereinbar ist“.

Der Zweck meiner Arbeit war das Studium der physiologischen Function einiger Glykoside und insbesondere die Untersuchung, ob die von mir erhaltenen Resultate zu Pfeffer's Hypothese stimmten.

Wenn wir die betreffende Literatur überblicken, so bemerken wir zunächst, dass für verschiedene Glykoside, wie Aesculin und Coniferin, vor dem Austreiben der jungen Triebe ein höherer Gehalt

angegeben wird als später, ohne dass aber die Weise, wie die Abnahme vor sich geht, genauer beschrieben wird. Es bleibt auch unbestimmt, ob diese Abnahme absolut oder bloss relativ ist.

Theorin (25) stellte über das Verhalten von Populin und Salicin umfassende Untersuchungen an. Es lässt sich aber gegen die von ihm angewandte Methode (n. l. Farbenreactionen mit concentrirter Schwefelsäure) manches einwenden, wie ich später ausführlich nachweisen werde; nach meiner Ansicht sind denn auch seine Resultate nur sehr problematisch.

Er schloss aus seinen Untersuchungen folgendes:

1. Das Quantum Populin und Salicin bleibt im Winter constant, nimmt aber beim Austreiben der Knospen ab.

2. Nach Beginn der Assimilationsthätigkeit nimmt der Gehalt wieder zu.

3. Salicin und Populin kommen sowohl in der Rinde als in den Blättern vor.

Wo die Neubildung geschieht, blieb unsicher; der Autor vermuthet in den Blättern. Quantitative Bestimmungen wurden nicht gemacht.

Jowett und Potter (10) veröffentlichten neuerdings einige Untersuchungen über verschiedene Weidenarten. Jowett hatte in einer wahrscheinlich von *Salix nigra* herrührenden Weidenrinde ein neues Glykosid, Salinigrin, gefunden, das bei Hydrolyse Metaoxybenzaldehyd gab. Mehrere *Salix*- und *Populus*-Arten wurden nun auf ihren Salinigrin- und Salicingehalt untersucht. Salinigrin fand sich nur in *Salix discolor* Mühl., nicht in *Salix nigra* Marsh., Salicin in 8 von den 33 untersuchten, meist amerikanischen Arten.

Die Gehaltsbestimmungen geschahen durch Wiegen des auskrystallisirten Quantums, und das Material wurde nicht sofort durch kochendes Wasser getödtet. Wie ich später zeigen werde, sind daher die Bestimmungen nicht genau, und überdies war deren Anzahl zu gering, um über ein verschiedenes Verhalten von ♂- und ♀-Exemplaren Schlüsse ziehen zu können.

Der Salicingehalt soll im Frühjahr abnehmen.

Pfeffer (18) erwähnt in seiner Untersuchung über Hesperidin, das Verhalten dieses in Hesperideen, speciell *Citrus Aurantium* L., anwesenden Glykosides sei folgendes: die Blätter, sowohl junge als alte, enthalten es, die Früchte sind aber am reichlichsten damit versehen. Das absolute, in ihnen vorhandene Quantum wird grösser bis zu einem Stadium von 20 Diameter und nimmt dann sichtlich ab.

Sogar im Hungerzustand soll das Hesperidin intact in der Zelle verbleiben.

Kromayer (11) untersuchte Syringin, das Glykosid von *Syringa vulgaris* L. Im Frühjahr enthält die Rinde eine ziemlich grosse Menge, diese scheint abzunehmen, und es tritt ein Bitterstoff auf: Syringopikrin.

Molle (16) fand bei seinem Studium der Alkaloide und Glykoside der Solaneen in jungen etiolirten Ausläufern einen grossen Solaningehalt. Dieser wurde geringer bei weiterem Austreiben im Dunkeln; im Lichte enthielten die Vegetationspunkte fortwährend Solanin in ziemlich grossen Quantitäten.

Albo (1) erhielt bei seiner Untersuchung über den Solaningehalt in den verschiedenen Theilen der Solanumarten folgende Resultate: Alle Theile enthalten das Glykosid, am meisten aber die Samen. Bei der Keimung nimmt der Gehalt ab und steigt wieder nach und nach in der jungen Pflanze bis zur Fruchtreifung.

Tailleur (24) isolirte ein Glykosid und ein Enzym aus Keimpflanzen der *Fagus sylvatica* L., aber nur in einem bestimmten Zeitpunkt der Entwickelung; die Samen enthielten das Glykosid nicht, und nach einem Jahre ist dasselbe auch aus der Achse des Hypokotyls und aus der Wurzel, den einzigen Theilen der Keimpflanze, wo es sich vorfindet, verschwunden. Spaltung in Glykose und Methylsalicylat bewies die Identität mit Gaultherin, dem Glykosid aus *Gaultheria procumbens* L.[1]).

Guignard, Marshall Ward, Spatzier und andere machten die Lokalisation mehrerer Glykoside und die Spaltung derselben durch ihre Enzyme zum Gegenstand ihrer Forschungen. Der erste studirte Amygdalin mit dem spaltenden Enzym Emulsin und Sinigrin mit dem Enzym Myrosin.

Die Bedeutung des Amygdalins wurde bis jetzt ausschliesslich in Rücksicht auf die Cyanverbindung studirt; es fehlen deshalb solche Resultate, die hier verwerthet werden könnten.

Marshall Ward (14) untersuchte das Glykosid Xanthorhamnin aus den Früchten der *Rhamnus infectoria* L. — Ueberall ergab sich das Vorhandensein von Enzym und Glykosid in verschiedenen Zellen; z. B. ist bei *Rhamnus* letzteres im Pericarp, ersteres in der Raphe

1) Auch in den jungen Trieben und Blättern der vollwüchsigen Buchen gelang es mir, eine geringe Quantität eines bei Spaltung Methylsalicylat liefernden Stoffes nachzuweisen. Nach der Blattentfaltung verschwand dieser Stoff aus den Blättern sofort, aus den Langtrieben nach einigen Tagen.

vorhanden. Diese Beobachtungen werden zweifelsohne späteren Forschungen nach der physiologischen Bedeutung nützlich sein.

Spatzier (23) constatirte eine, wenn auch geringe Umwandlung des Sinigrins während der Keimung von *Sinapis nigra* L., also ohne Verletzung der Zellen, die sonst immer zur Bildung des Senföls nöthig ist[1]).

Resumirend können wir also sagen, dass in den meisten Fällen ein variabler Gehalt an Glykosiden beobachtet worden ist; ein exacter Beweis für ihren Verbrauch ist jedoch nicht erbracht worden.

Es leuchtet ein, dass quantitative Bestimmungen im Zusammenhang mit dem Studium der Localisation Haupterforderniss sind für die endgiltige Beantwortung der sich darbietenden Fragen. Zu Versuchen eignen sich vorwiegend diejenigen Pflanzen, in denen ein nicht zu geringes Quantum Glykosid vorhanden ist, das man genau messen und mikrochemisch untersuchen kann.

Salicin, das am meisten vorkommende Glykosid der Salixarten, schien diesen Anforderungen zu entsprechen: in mehreren leicht erhältlichen Arten kommt es in beträchtlichen Quantitäten vor, und Theorins Forschungen schienen auf einen variabelen Gehalt hinzuweisen. Die chemischen Eigenschaften: gute Löslichkeit in warmem Wasser und Alkohol, Beständigkeit Fehlings Probeflüssigkeit gegenüber, Totalumwandlung mittels Emulsins, waren von glücklicher Vorbedeutung zur Auffindung einer genauen Bestimmungsmethode. Salixarten sind in Folge ihrer Plasticität und ihrer Widerstandsfähigkeit ausserordentlich geeignet zu physiologischen Versuchen. Die chemische Zusammensetzung der Glykoside und die Spaltungsproducte durch Enzyme und Säuren sind genau bekannt, und schliesslich schien sich ein zweckdienliches Mittel zur Beobachtung der Localisation darzubieten.

Zur Identificirung des Salicin fand ich mehrere Farbenreactionen mit starken Säuren angegeben, es wird u. a. mit concentrirter Schwefelsäure violett bis dunkelrot, mit Vanadinschwefelsäure, ebenso wie mit Fröhde's Reagens, violett. Die erste Reaction wurde von Theorin (25) angewandt, um die Lokalisation zu beobachten. Er liess auf Durchschnitte der verschiedenen Theile von Salix- und Populus-Species (auch Populin giebt dieselbe Färbung mit concentrirter Schwefelsäure, ebenso wie Saligenin und Saliretin)

---

1) Die Untersuchungen von Vanderlinden (27) liegen zu sehr auf phytochemischem Gebiet, als dass sie hier Berücksichtigung finden könnten.

concentrirte Schwefelsäure einwirken und betrachtete die Rothfärbung der Durchschnitte als Beweis für das Vorhandensein von Salicin und die Stärke derselben als Maass des Quantums. Dann und wann wurde von mehreren Theilen ein wässeriger Extract gemacht, eingeengt und Schwefelsäure hinzugefügt.

Diese Methode kommt mir aber nicht im geringsten zuverlässig vor. Unstreitig liefern reines Salicin und Populin mit concentrirter Schwefelsäure die oben erwähnte Farbenreaction, aber was beweist uns diese Reaction im Gewebe? Nur darum handelt es sich. Schwefelsäure wirkt verkohlend auf zahllose organische Stoffe, giebt dabei rothe und braunrothe Färbung in allerlei Stärke und Schattirung und lässt das Gewebe zerfliessen. Was bleibt nun von dem Werth der oben erwähnten Reaction übrig, und besonders, welches Vertrauen verdienen auf der Stärke der Verfärbung basirte Bestimmungen?

So geben z. B. die Bastbündel von *Salix*, wie die zahlreicher anderer Pflanzen, mit starker Schwefelsäure eine Rosaviolettfärbung, gerade wie Salicin; dürfte man deshalb behaupten, dass alle jene Bastbündel Salicin enthalten?

Ich führe aber noch ein deutlicheres Beispiel für die Bedenklichkeit dieser Methode an: Schon von der Unbrauchbarkeit des Reagens bei älteren verholzten Theilen überzeugt, glaubte ich dasselbe bei jungen Schösslingen noch zur Anwendung bringen zu können. Es erzeugte da eine gut localisirte Rothfärbung in einzelnen Mark- und Rindenzellen. Zwar war die Farbe etwas gelblicher als von reinem Salicin, aber dies durfte man dem in jenen Zellen auch vorhandenen Chlorophyll oder Carotin zuschreiben. Goss man nämlich eine Salicin- und eine Chlorophylllösung zusammen, so erzeugte concentrirte Schwefelsäure die nämliche gelbrothe Farbe.

Was wäre also natürlicher als die Behauptung, dass sich in diesen Zellen Salicin befinde und die Färbung hervorbringe, umsomehr, da dieselbe in jungen Knospen stark war und beim Austreiben (besonders im Dunkeln) abnahm: alles Erscheinungen, die mit dem, was die quantitative makrochemische Untersuchung lehrte, vollkommen übereinstimmten. Später ergab sich aber, dass auch salicinlose kleine *Salix*-Zweige die Färbung erzeugten, und dass der gelbe Aetherextract der jungen Theile durch Schwefelsäure gelbroth wurde. Es waren demnach wohl Cholesterine, welche die gelbrothe Farbe zeigten, und nicht das in Aether unlösliche Salicin.

Das von Molisch (15) eingeführte Reagens für lösliche Kohlenhydrate wurde von Vanderlinden auch auf Glykoside angewandt. Bei Salicin schienen mir die Resultate sehr zweifelhaft: Glykose, mit concentrirter Schwefelsäure und α-Naphtol zusammengebracht, giebt eine violettrothe, mit Thymol eine braunrothe Farbe; so verhalten sich auch die Glykoside, jedoch nicht direct wie die Glykose, sondern nach einiger Einwirkung, bei reinem Salicin schon nach 3—4 Minuten.

Die Bedenken gegen diese Methode sind drei:

1. gelten die nämlichen wie gegen jede Reaction mit starker Schwefelsäure im Gewebe (vergl. oben).

2. sind Glykose und Salicin schwer von einander zu unterscheiden,

3. geben auch Proteïde u. s. w. eine entsprechende Reaction (nach Nickel [17]).

Von einer Localisation ist überdies keine Rede.

Auskrystallisirenlassen des Salicins gelang nicht, wenn die Gewebetheile in Glycerin eingelegt wurden.

Eigentliche mikrochemische Reactionen auf Glykoside sind unbekannt. Jod- und Bromsubstitute bieten keine brauchbaren Producte, man ist also auf die Spaltungsproducte angewiesen. Der Natur der Sache nach ist nur das aromatische Spaltungsproduct dazu geeignet, doch bieten sich bei dieser Spaltung im Gewebe selbst eigenthümliche Schwierigkeiten.

Die Spaltungsproducte von

$$\text{Salicin} = C_6H_4(CH_2OH)(OC_6H_{11}O_5)$$

sind verschieden, je nachdem man mit verdünnten Säuren kocht oder Emulsin einwirken lässt. Im ersteren Falle erhält man das harzähnliche, gelbe Saliretin, im letzteren Saligenin, Orthooxybenzylalkohol, $C_6H_4(CH_2OH)(OH)$. Auf Saliretin fand ich keine Reactionen, Saligenin ist durch mehrere Reactionen gekennzeichnet, wie wir später sehen werden.

Leider schlugen die Versuche, Saligenin in den Zellen aus dem Salicin entstehen zu lassen, fehl; mit Salzsäure erhielt ich stets nur Saliretin, während Emulsin bei unangeschnittenen Zellen wirkungslos blieb.

In der chemischen Literatur finde ich jedoch, dass auch verdünnte Säuren aus Salicin Saligenin zu bilden im Stande sind; vielleicht werden also weitere in dieser Richtung angestellte Versuche den erwünschten Erfolg haben; mir fehlte dazu augenblicklich leider die Gelegenheit. Soll man jedoch untersuchen, ob in irgend einem Gewebe Salicin vorhanden ist, so ist die einfachste Methode, diesen Theil mit warmem Wasser zu extrahiren, nach Abkühlung dem Extract einige mg Emulsin hinzuzufügen und so 24 Stunden stehen zu lassen.

Nach Verlauf jener Zeit schüttelt man die Flüssigkeit mit Aether aus und engt den Aetherextract ein. Hierin ist nun nach einer der später zu erwähnenden Methoden leicht Saligenin nachzuweisen, z. B. wenn man sein Bromsubstitut herstellt.

Auf diese Weise liess sich constatiren, dass Salicin in den ruhenden Knospen von *Salix purpurea* L. vorkommt, sowie in der Rinde, im Winter und im Sommer; das Holz enthält das Glykosid nie. In den sehr jungen Schösslingen, Achsen wie Blättchen, ist sowohl beim Austreiben im Licht als im Dunklen Salicin vorhanden. An der Pflanze selbst verschwindet es daraus dann vollständig, um nach einiger Zeit wieder in den Blättern und Zweigen zu erscheinen und zu bleiben. Etiolirte Schösslinge erreichen dieses salicinlose Stadium nicht. Zwar enthalten die Fruchtknoten kurz nach der Bestäubung Salicin, die Früchte aber während des Reifens und Ausfliegens der Samen nicht mehr. Es musste deshalb ein anderes Object gesucht werden zum Studium der Keimung, zur Untersuchung der Rolle der Glykoside in dieser Lebensphase.

Ich wählte *Aesculus Hippocastanum* L., die Rosskastanie. Ihre Samen enthalten sehr viele Glykoside; wenn irgendwo war also hier deren Rolle zu studiren.

Aus dem vorher Gesagten können wir im allgemeinen keine Folgerungen ziehen; es sind nur die quantitativen Salicinbestimmungen, die uns solche verschaffen können; wir müssen also nun zur Betrachtung der diese betreffenden Bestimmungsmethoden schreiten.

Die Gehaltsbestimmungen von Gessler (7) geschahen auf folgende Weise: 20 Theile trocken gepulverte Rinde wurden 24 Stunden lang mit 100 Theilen Wasser und 2 Theilen Calciumhydroxyd digerirt, das Filtrat bis zur Trockenheit eingedampft, mit 5 Theilen Knochenkohle gemischt und mit 80% Alkohol extrahirt. Der Extract wurde bis zur Trockenheit eingedampft, in Wasser gelöst,

das Salicin durch $^1/_4$ Stunde Kochen mit verdünnter Schwefelsäure invertirt, und die gebildete Glykose bestimmt.

Bekanntlich wird Glykose durch Erwärmung mit Kalkmilch zersetzt; aber bei einer Behandlung, wie Gessler sie anwandte, nicht gänzlich, wie Versuche mit reiner Glykose lehrten. Salicin ist in starkem Alkohol gut löslich, Glykose weniger; jedoch löst 96 % Alkohol sogar noch in ziemlich grosser Quantität Glykose auf, wie aus Untersuchungen von Frey hervorgeht; absoluter Alkohol löst bei 17° etwa 0,3 % Glykose, bei 100° 1,8 %. Einige Procente Wassergehalt steigern aber die Löslichkeit so ungemein, dass es praktisch unmöglich ist, durch Ausziehen mit Alkohol eine Trennung von Salicin und Glykose herbeizuführen. Dies sind also entscheidende Bedenken gegen Gessler's Methode, und ich musste demnach zu Differenzbestimmungen meine Zuflucht nehmen, wobei zuerst vor, sodann nach der Inversion das Quantum reducirenden Zuckers bestimmt, und die Differenz als vom Glykosid herrührende Glykose in Rechnung gebracht wurde.

Hatten wir aber das Recht dazu?

Nur dann, wenn die Spaltung nicht durch Säuren, sondern durch Emulsin geschehen ist. Dextrine nämlich, deren Vorhandensein in geringer Menge nicht verhindert werden konnte (wie sich später herausstellen wird), würden durch verdünnte Säuren gespalten werden; sie widerstehen aber vollkommen der Wirkung von Emulsin, wie Versuche mit Dextrinlösung ergaben. Es bedurfte dieser Versuche, weil nicht durchaus feststeht, dass Emulsin nur auf Glykoside einwirkt. Einige Angaben erwähnen eine Einwirkung auf Lactose (Reynolds Green [20]).

Indem wir die Einwirkung verdünnter Säuren vermeiden, umgehen wir zugleich die andere Schwierigkeit, dass vielleicht etwas Saliretin entstehen würde, von dem Voswinkel eine geringe reducirende Wirkung auf die Fehling'sche Lösung verzeichnet, welche die Resultate beeinflussen könnte.

Die Umwandlung durch Emulsin ist unter bestimmten Bedingungen nahezu vollständig, nie aber ganz; wird doch auch die Enzymwirkung als eine Gleichgewichtsreaction betrachtet. Zur Umwandlung wurde reines Emulsin (Präparat von Merck) benutzt, wobei controllirt wurde, dass es weder Fehling'sche Lösung reducirte, noch direct Jod band. 500 mg reines Salicin wurde in 1000 cm^3 Wasser aufgelöst und 50 mg Emulsin mit einem Stückchen Thymol als Antisepticum hinzugefügt.

Nach 30 Stunden wurden 97% von dem theoretisch zu erwartenden Quantum Glykose erhalten, nach 48 Stunden 99,4%; man darf also für die Praxis annehmen, dass nach 2 × 24 Stunden bei gewöhnlicher Zimmertemperatur die Umwandlung vollständig geschehen ist, wenn ± 50 mg Emulsin hinzugefügt wird und das Quantum Salicin 500 mg nicht übersteigt.

Deutlichkeitshalber sei noch bemerkt, was sich schon aus diesen Versuchen ergab, dass Saligenin keine reducirende Wirkung auf Fehling'sche Lösung hat, ebensowenig wie Salicin selbst.

Die Zuckerbestimmungen konnten nicht polarimetrisch stattfinden; es war nämlich nicht möglich, die Extracte dermassen zu concentriren, wie zu einer richtigen Beobachtung der Rotation erforderlich war, ohne eine hochgelbe Flüssigkeit zu erhalten.

Angewandt wurde nun die Bestimmung mit Fehling'scher Lösung und zwar nach der Methode von Schoorl (22), wobei das nicht reducirte Quantum Kupfersulfat durch eine Jodtitration bestimmt wird. Hinzugefügtes KJ giebt nämlich in schwachsaurer Lösung mit Kupfervitriol freies Jod, nach der Reaction: $CuSO_4 + 2\ KJ = K_2SO_4 + CuJ + J$.

Natürlich muss das von der zu untersuchenden Lösung direct gebundene Jod berücksichtigt werden.

Das Ausziehen des Salicins aus dem Gewebe geschah durch wiederholtes Auskochen mit Wasser. Dieser Extract wurde mit basischem Bleiacetat behandelt, dessen Uebermaass durch Dinatriumphosphat gänzlich entfernt wurde, und das Filtrat auf Volum gebracht. Wie die Vorversuche zeigten, hatte diese Behandlung keinen Einfluss auf Salicin.

Nur wenn neben Salicin noch andere durch Emulsin spaltbare Glykoside vorhanden gewesen wären, würden sie als Salicin in Rechnung gebracht worden sein; das von Jowett isolirte Salinigrin fand sich nicht, wohl aber das durch Emulsin unspaltbare Glykosid Populin (siehe Cap. VI).

In Hinsicht auf die Einwirkung, welche etwa vorhandene Enzyme haben könnten, wurde untersucht, ob bei nicht zu schneller Trocknung der Salicingehalt sich verändere. Das war in der That der Fall. Zweige von 6—8 mm Diameter wurden halbirt, die Rinde der einen Hälfte zuerst feucht, sodann nach Trocknung gewogen, die der anderen Hälfte feucht gewogen und direct in kochendes Wasser gebracht. Aus dem gefundenen Trockengewicht

der ersten Hälfte wurde das der andern berechnet und auf diese Trockengewichte beziehen sich nachfolgende Werthe.

Die direct in kochendes Wasser gebrachte Rinde enthielt 0,6 % Glykose und 4,3 % Salicin; die im Trockenschrank getrocknete und dann wie oben behandelte Rinde enthielt 1,1 % Glykose und 3,3 % Salicin.

Entsprechende weitere Versuche ergaben das nämliche Resultat; beim Trocknen scheint also Salicin zersetzt zu werden [1]). Es war folglich nöthig, alle Theile, die auf Salicin untersucht wurden, direct in kochendem Wasser zu tödten [2]).

Die Gehaltsbestimmungen wurden, wegen des sehr veränderlichen Wassergehaltes, auf Trockengewicht berechnet.

Stärkebestimmungen geschahen mit getrocknetem Material, von dem bekannt sein musste, wieviel Salicin und Glykose es enthielt. Die Umwandlung der Stärke geschah in einem Autoklaven (drei Stunden bei 3—5 Atmosph.). Dann wurde die warm filtrirte Flüssigkeit drei Stunden mit starker Salzsäure gekocht, filtrirt und auf Volum gebracht.

Das Totalquantum reducirenden Zuckers, um die vom Salicin herrührende Glykose und die freie Glykose vermindert, wurde als aus Stärke hervorgegangen betrachtet.

Capitel II.

Ist Salicin ein Reservestoff?

Nach Theorin's Untersuchungen ist der Gehalt an Glykosiden variabel; im Frühjahr soll eine procentische Abnahme in der Rinde stattfinden. Die Frage, ob sich auch das Totalquantum vermindert, steht noch ganz offen. Es kann nämlich Wanderung stattfinden und dann wäre von einem Consum nicht die Rede.

Wollen wir deshalb feststellen, ob Salicin ein Reservestoff ist und für die Bildung junger Zweige benutzt wird, sei es, dass es ganz und gar verschwindet oder, seines Zuckers beraubt, nur

1) Es gelang mir nicht, ein Enzym, das eine solche Wirkung hervorbringen konnte, nachzuweisen; weder ein Kaltwasserextract, noch ein Glycerinextract der Rinde wirkte zersetzend auf eine Salicinlösung.

2) Die Gehaltsbestimmungen Jowett's geschahen mit nicht direct durch kochendes Wasser getödtetem Material, sind also nicht genau; überdies wog er nur das auskrystallisirte Salicin, vernachlässigte also den in der Mutterlauge verbleibenden Rest.

einen aromatischen Rest zurücklässt, so müssen wir die Veränderungen des Totalquantums erforschen.

Um die Versuche möglichst genau zu machen, wurden äusserlich gleiche, mit einer nahezu gleich grossen Anzahl Knospen versehene Aeste vom selben Exemplar von *Salix purpurea* L. genommen, der salicinreichsten Art, über die ich verfügen konnte.

Wie Vorversuche lehrten, können wir annehmen, dass in den entsprechenden Theilen des nämlichen Exemplars der Gehalt ungefähr derselbe ist. Die procentischen Werthe verschaffen uns also zugleich ein Mittel, die Veränderungen im Totalquantum Salicin zu berechnen. Die Veränderungen des absoluten Totalgewichtes der Zweige bei der Verminderung der Reservestoffe sind so gering, dass sie vernachlässigt werden können.

Von einem grossen Ast wurden einzeln untersucht:

1. der Gehalt der Knospen; 2. der der dünnen Aestchen, 1 $^1/_2$—4 mm Diameter, woran diese Knospen sassen; 3. die Aeste, woran die Aestchen sub 2 sassen, und zwar über eine Länge von $\pm$ 40 cm vertheilt.

Bei den dicken Aesten wurde nur die Rinde untersucht, da, wie oben erwähnt, das Holz in keinem einzigen Zeitpunkt Salicin enthält. Bei den dünnen Aestchen war die Trennung von Holz und Rinde unmöglich.

Tabellarische Uebersicht der Versuche.

		Salicin %	Glykose %	Stärke %	Absolute Menge mg Salicin	Absolute Menge mg Glykose
1. Serie. 24. März. 298 Knospen, nicht ausgetrieben, 5—10 mm	a) Knospen (ohne die Knospenschuppen . . .	4,4	0,0	Spuren	32,9	0,0
	b) Aestchen . . .	3,2	0,4	9,5	780,5	97,5
	c) Ast	4,1	0,5	0,0	639,2	78,0
	Totalquantum . . .	—	—	—	1452,6	175,5
2. Serie. 17. April. 298 Knospen, nicht ausgetrieben, 15—20 mm	a) Knospen . . .	0,0	0,0	Spuren	0,0	0,0
	b) Aestchen . . .	2,0	0,5	6,0	487,8	121,9
	c) Ast	2,8	0,7	12,5	436,5	109,1
	Totalquantum . . .	—	—	—	924,3	231,0
3. Serie. 21. Mai. 298 Schösslinge, einige dcm lang, Ast ohne Kätzchen	a) Junge Schösslinge	3,5	0,3	10	185,7	17,5
	b) Aestchen . . .	0,4	0,0	11	97,6	0,0
	c) Ast	2,4	0,6	9	374,2	93,5
	Totalquantum . . .	—	—	—	657,5	111,0

Wenn wir diese Resultate überblicken, sehen wir, dass der Salicingehalt während des Austreibens bedeutend abnahm. In den jungen Knospen fand diese Abnahme ebenfalls beim Austreiben statt; am 17. April war sogar alles Salicin daraus verschwunden [1]). Am 21. Mai war der Gehalt wieder 3,5 %.

Die Abnahme der absoluten Menge in Aesten und Aestchen (welche stufenweise stattfand), war jedoch viel grösser als die Zunahme in den Schösslingen; das Totalquantum Salicin verringerte sich von 1452,6 mg am 24. März auf 657,5 mg am 21. Mai; nur ± 45 % war übrig geblieben.

Der Stärkegehalt in den Aestchen war zunächst hoch und nahm bis 17. April ab, um dann nach beginnender Assimilation wieder zu steigen. Der Glykosegehalt schwankte ein wenig, blieb aber immer ein geringer, ± 1/2 %.

Entsprechende Versuche mit einem Exemplar von *Salix Helix* L. gaben dasselbe Resultat. Vom 24. März bis 17. April sank der Gehalt in den Knospen von 6,2 % Salicin auf 2,7 %; in den Aesten von 4,4 % auf 3,3 %.

Wir haben also das Recht, von einem Salicinverbrauch während des Austreibens der Knospen zu reden.

Bis jetzt haben wir die grossen Aeste als selbstständige Einheiten betrachtet, welche in keiner Verbindung mit den übrigen Theilen der Pflanze stehen; aber dies ist nicht ganz richtig.

Mehr nach unten liegende Rindentheile, in welchen der Gehalt ebenfalls abnahm, könnten ihr Salicin zu den Knospen geschickt haben. Dies macht zwar die Schlussfolgerung nicht unrichtig, beeinflusst aber wohl die Zahlen. Ebenso mag das in den Schösslingen enthaltene Salicin vielleicht von Neubildung in den Blättern herrühren. Etiolirungsversuche mit abgeschnittenen Aesten werden bestimmtere Resultate liefern.

Von demselben Exemplar, womit obenerwähnte Versuche angestellt wurden, wurde am 25. März ein grosses Quantum Aeste von 4—10 mm Diameter abgenommen und zu Etiolirungsversuchen benutzt [2]).

---

1) Auch andere Exemplare von *Salix purpurea* L. hatten um diese Zeit Knospen, die kein Salicin enthielten; einige etwas jüngere Stammausschlagknospen enthielten 0,2 % Glykose und 1,7 % Salicin.

2) Die dünnen Aeste wurden entfernt; die auslaufenden Knospen waren also Stammausschlag, schlafende Knospen. Normale Knospen am Ende der dünnen Aeste entwickelten sich weniger gut im Dunkeln, wahrscheinlich wegen zeitweiligen Wassermangels unmittelbar nach dem Abschneiden, bevor die Wurzelbildung geschehen.

Der Gehalt der Rinde war an jenem Tage, wie sich oben ergab: 4,1 % Salicin, 0,5 % Glykose, viel Stärke.

Während nun diese Aeste im Dunkeln austrieben, wurden jedesmal Schösslinge davon genommen und untersucht; und so bekamen wir eine Serie von Daten über den Salicin- und den Glykosegehalt in aufeinander folgenden Stadien. Schliesslich, nach sechs Wochen, wurde der noch vollkommen gut aussehende Ast selber untersucht, und zwar wurde der Gehalt an Salicin in den Theilen festgestellt, welche nicht unter Wasser gewesen waren, also so viel als möglich nur Material zur Knospen-, nicht zur Wurzelbildung geliefert hatten.

Etiolirte junge Schösslinge haben natürlich lange, schlaffe Internodien und Blättchen von 2—3 mm.

Uebersicht der Etiolirungsversuche.

Schösslinge	Etiolirungszeit in Wochen	Durchschnittliche Länge in mm	Salicin %	Glykose %	Absolute Menge Salicin in mg	per 100 Schösslinge Trockengewicht in mg	per 100 Schösslinge Salicin mg
88	2	18	7,0	7,2	24,6	400	28,0
48	3	85	2,4	5,8	10,3	900	21,6
28	4	99	1,7	5,7	4,8	1000	17,0
97	6	125	1,4	0,0	15,0	1100	15,4
261	—	—	—	—	54,7	—	—

Es stellt sich also heraus, dass der Salicingehalt während des Wachsthums der etiolirten Schösslinge sowohl nach Procenten als auch absolut fortwährend abnimmt.

In 18 mm langen Schösslingen giebt es mehr Salicin als in 125 mm langen. Das salicinlose Stadium wird hier jedoch nicht erreicht, viel weniger findet eine spätere Zunahme statt. Zur Neubildung des Salicins scheint die Einwirkung des Lichtes (oder die Einwirkung solcher Stoffe, die unter dem Einfluss des Lichtes gebildet werden), nothwendig zu sein.

Betrachten wir jetzt die Rinde der Aeste, denen obenerwähnte etiolirte Schösslinge entnommen wurden.

Totales Trockengewicht 32,13 g.

	Salicin %	Absolute Menge Salicin in mg	Glykose %	Absolute Menge Salicin in mg
Rinde vor dem Austreiben (März, siehe oben) .	4,1	1317,3	0,5	160,6
„ nach „ „ (Mai)	1,2	385,6	0,1	32,1

Aus der Rinde ist 931,7 mg Salicin verschwunden, in den jungen Schösslingen nur 54,7 mg wieder gefunden worden; Totalabnahme also 877 mg. Folglich eine Verminderung von 67 % des Totalquantums: der Verbrauch steht also durchaus fest.

Entsprechende Versuche mit *Salix Helix* L. ergaben, dass der Salicingehalt der Rinde von 4,3 % auf 1,4 % abgenommen hatte. und die langen etiolirten Schösslinge 1,4 % Salicin enthielten.

Wird das Glykosid nun auch zur Bildung der Geschlechtsorgane benutzt?

Die vorhergehende Versuche wurden nur mit kätzchenlosen Aesten angestellt; ich lasse jetzt Beobachtungen über kätzchentragende Aeste desselben (♂) Exemplars folgen:

24. März: Kätzchen noch grau, wollig, Länge 15 mm: 3,7 % Glykose und 0,8 % Salicin.

Kätzchentragende Aeste von 1½—4 mm Diameter: 0,9 % Glykose und 2 % Salicin (während es in den Aesten ohne Kätzchen von gleicher Dicke zu dieser Zeit 3,2 % betrug).

3. April: Kätzchen eben stäubend. Blattknospen an diesen Aesten noch nicht ausgetrieben (dagegen wohl an den kätzchenlosen): 1,1 % Glykose, 0,4 % Salicin. Aeste, woran diese Kätzchen sassen, 1½—4 mm Diameter: 0,6 % Glykose, 1,1 % Salicin (während es in den kätzchenlosen Aesten in dieser Zeit zwischen 3,2 % und 2 % betrug).

Wir ersehen aus dem vorher Gesagten, wie nothwendig es ist, kätzchentragende und kätzchenlose Aeste getrennt zu untersuchen[1]). Letztere treiben langsam die Knospen aus, erstere entwickeln schnell ihre Geschlechtsorgane, die Blattknospen bleiben hinter denen der kätzchenlosen Aeste weit zurück. Die kätzchentragenden Aeste sind also in ihrer Entwickelung viel früher, das Salicin nimmt viel schneller ab, es scheint, dass mindestens bei der Entfaltung der männlichen Geschlechtsorgane Salicin verbraucht wird.

Für weibliche Kätzchen fehlte mir die Gelegenheit zu dieser Untersuchung; nur das Fruchtreifen wurde studirt.

♀ Kätzchen, kurz nach der Befruchtung (24. Mai) untersucht, enthielten keine Glykose und 1,6 % Salicin.

---

1) Dieselbe Differenz, welche Jowett und Power (15) zu bemerken glaubten zwischen ♀ und ♂ Exemplaren, besteht also auch zwischen kätzchentragenden und kätzchenlosen Aesten desselben Exemplars.

♀ Kätzchen mit fast reifen, schon theilweise ausfliegenden Samen: ohne Glykose und ohne Salicin. Bei der Fruchtreife verschwindet das Salicin.

Resumirend schliessen wir also: Das Salicin ist ein Reservestoff, welcher zur Entfaltung vegetativer und generativer Organe benutzt wird.

Capitel III.

Sind die Glykoside der Kastaniensamen Reservestoffe?

Die Rosskastanien haben einen grossen Gehalt an Glykosiden, deren allgemeine Eigenschaften sind: Löslichkeit in Wasser und in Alkohol, Unlöslichkeit in Petroläther und in Aether. Mit verdünnter Salzsäure gekocht, geben sie neben einem schwarzen, kohlenartigen Rest einen reducirenden Zucker, dessen Osazon einen Schmelzpunkt von 205° hat. Ein oder mehrere Glykoside müssen also bei Spaltung Glykose liefern.

Ob der bittere Geschmack und die starke Gelbfärbung mit Ammoniak einem oder allen eigen ist, ist noch nicht endgültig entschieden, denn es gelang E. Lavvs (19) nicht, die verschiedenen glykosidartigen Körper, unter denen mehrere von saponinartiger Natur sind, von einander zu trennen. Die chemische Zusammensetzung ist noch unbekannt[1]).

Das Quantum der Glykoside war nicht zu bestimmen, weil eine quantitative Trennung von Gerbstoffen u. s. w. unmöglich war; es handelte sich also nur darum, die Mittel zu finden zur Bestimmung des in den Glykosiden enthaltenen Quantums Zucker und zu erforschen, ob dieses bei der Keimung abnimmt.

Es stellte sich heraus, dass Methylalkohol (siehe Boorsma [6]) eine geeignete Extractionsflüssigkeit war; die Extrahirung der Glykoside geschah im Soxhlet-Apparat, Stärke und Dextrine blieben völlig zurück.

Folgende Methode wurde angewandt.

Die Kastanien wurden geschält, die Schalen, möglichst ohne Kotylentheile mitzunehmen, entfernt, alsdann die Kotylen gemahlen und das Pulver bei 70° getrocknet. Ein Theil des Pulvers wurde

1) Folglich war das Zutreffen von Pfeffer's Hypothese für diesen Fall nicht zu untersuchen.

dann zur wirklichen Trockengewichtsbestimmung bei 110° benutzt, da dieses Trocknen während einer halben Stunde, wie bei allen ölhaltigen Stoffen, noch weitere Gewichtsänderung herbeiführte.

Die Resultate wurden berechnet nach diesem bei 110° getrockneten Stoff.

Das trockene Pulver wurde ± 5 Tage lang im Soxhlet-Apparat extrahirt, bis keine Stoffe mehr herausgezogen wurden, die nach dem Kochen mit Salzsäure Fehling'sche Lösung reducirten. Von diesem Extract wurde der Methylalkohol abdestillirt, dann Wasser hinzugefügt und die Flüssigkeit so lange mit Petroläther und Aether ausgeschüttelt, bis alles Oel und Harz[1]) entfernt war, dann wurde sie auf Volum gebracht, ein Theil zur Trockengewichtsbestimmung benutzt, ein anderer zur Bestimmung der Reduction vor der Inversion, ein dritter für die nach der Inversion. Diese fand statt durch dreistündiges Kochen mit verdünnter Schwefelsäure, welche nachher mit Bariumcarbonat entfernt wurde. Das Filtrat wurde mit Bleiacetat und Natriumdiphosphat versetzt und nach dem Filtriren mit Aether ausgeschüttelt; so war demnach die aromatische Spaltungshälfte der Glykoside, welche auch reducirte, entfernt, nur der Zucker blieb übrig. Die Differenz der Reduction vor der Inversion und nach der obigen Behandlung ergab das von den diversen Glykosiden herrührende Quantum Glykose, da dieselben ohne Inversion Fehling'sche Lösung nicht reduciren und dreistündiges Kochen sie vollkommen spaltet, was Vorversuche ergaben.

Was nach der Methylalkoholextraction zurückblieb, färbte sich nicht mehr gelb mit Ammoniak und schmeckte nicht mehr bitter, gab jedoch mit Wasser noch eine schäumende Flüssigkeit. Ein Theil des Saponins muss zurückgeblieben sein, ist aber mit kaltem Wasser extrahirbar. Das nach Kochen mit Säure in diesem Kaltwasserextract bestimmte Quantum Zucker dürfte von Saponinen und Dextrinen herrühren, ist aber gering.

Der Rest nach der Methylalkoholextraction diente zur Bestimmung von Stärke, Eiweiss und Aschengehalt der Samen. (Es schien mir nämlich erwünscht, wegen etwaiger Schlussfolgerungen nicht nur den Gehalt an Glykose und Glykosiden, sondern auch den Gehalt an Stoffen, wie Eiweiss und Stärke, zu kennen, deren Charakter als Reservestoff niemand in Abrede stellt.)

1) Dieses Harz reducirte Fehling'sche Lösung sehr stark.

Normalkeimung.

Die Samen wurden in mit destillirtem Wasser ausgespülten Sand gesteckt und keimten normal.

Das zur Untersuchung gebrauchte Stadium war eine junge Keimpflanze mit zwei grossen, zwei kleinen und zwei in der Entfaltung begriffenen Blättern; die in der Schale bleibenden Kotyle waren noch vollkommen gut erhalten.

In der Keimpflanze wurde nur der Gehalt an Glykosiden, in den Kotylen der an allen Stoffen, ebenso wie bei ungekeimten, ermittelt. Dabei musste eine etwaige Enzymwirkung berücksichtigt werden, denn obschon es mir nicht gelang, aus den gekeimten Samen ein glykosidspaltendes Enzym zu erhalten, ist damit seine Abwesenheit nicht erwiesen.

Das Bringen in kochenden Methylalkohol, welcher später zum Extrahiren verwendet wurde, war das Mittel zur Tödtung der in grosse Stücke geschnittenen Kotylen, welche behufs der Extrahirung weiter in dünne Scheiben geschnitten wurden.

Keimung im Dunkeln.

Die Samen wurden in ausgespülten Sand gesteckt und, sobald die Entwickelung zu sehen war, ins Finstere gestellt. Im Dunkeln wuchs der Stengel der Keimpflanze stark heran, krümmte sich vielfach, wurde bis 4 dcm lang, blieb aber dünn und schlaff. Die Blattstiele wurden bis 5 cm lang, die Blattscheibe entrollte sich nicht und erreichte nur eine Grösse von $\pm$ 1 cm Diameter (etiolirt gekeimt *A*). (Siehe Tabelle.)

Niemals entwickelten sich die Keimpflanzen im Dunkeln weiter als bis zum Stadium mit 4 Blättern; aus welcher Ursache, weiss ich nicht, aber gewiss nicht wegen Mangel an Nahrungsstoffen.

Wenn man bei einer Keimpflanze, sei es den Hauptstengel, sei es die Hauptwurzel abschneidet, so wird die Entwickelung zwar verzögert, doch nicht gehemmt. Ist die Wurzel abgeschnitten, so bildet sich an der Schnittfläche ein Callus, dem eine Anzahl neuer Wurzeln entspriessen; ist der Stengel abgeschnitten, so kann zweierlei stattfinden: entweder treiben die schlafenden Knospen in den Achseln der Kotylen aus, oder es bildet auch hier der Hauptstengel einen Callus, dem eine Anzahl neuer Stengel entspringen; einer derselben wird dann zum Secundärhauptstengel.

Dies geschieht sowohl im Dunklen als im Licht; im ersteren Fall auch dann, wenn die Pflanze zu wachsen aufgehört hat und sich ohne äusseren Reiz nicht weiter entwickelt.

Es wurden auch die Kotylen solcher etiolirten Pflanzen untersucht, deren Hauptstengel einige Wochen früher abgeschnitten worden waren. Die schlafenden oder Callusknospen hatten wieder einen Stengel gebildet mit einem Paar Blättern (etiolirt gekeimt *B*).

In nachstehender Tabelle sind die Resultate obiger Versuche zusammengefasst; neben dem Procentgehalt wurde auch die absolute Menge berechnet.

Gewicht eines Kotylepaars	Ungekeimt		Normal gekeimt		Etiolirt gekeimt *A*		Etiol. gek. *B*
	± 6,3 g		± 2,9 g		± 2,88 g		—
	%	g	%	g	%	g	%
Methylalkohol - Extract nach Ausschütteln mit Petroläther und Aether	29,9	1,884	49,0	1,422	46,2	1,330	50,0
Aether und Petroläther-Extract (Fett und Harz)	7,0	0,441	2,1	0,060	2,2	0,063	1,8
Rest nach Extraction mit Methylalkohol	63,2	3,982	48,7	1,402	50,7	1,460	47,2
Glykose	0,8	0,050	7,5	0,218	9,2	0,265	11,8
Von Glykosiden herrührende Glykose	13,1	0,825	11,0	0,319	9,1	0,261	8,1
Stärke	40,1	2,526	21,1	0,612	25,2	0,725	24,1
Von Saponinen und Dextrinen herrührender, reducirender Zucker	1,6	0,101	0,8	0,023	0,8	0,023	0,7
Eiweiss	7,5	0,473	3,4	0,099	4,6	0,133	—
Asche	2,85	0,180	4,0	0,116	—	—	—
Gewicht einer Keimpflanze .	—	—	± 1,2 g		± 1,1 g		—
Glykose	—	—	3,5	0,042	3,5	0,039	—
Von Glykosiden herrührende Glykose	—	—	1,3	0,016	2,0	0,022	—

Zu den Versuchen wurden nur Samen benutzt, deren Gewicht vor der Keimung genügend übereinstimmte. Das Gewicht von Plumula und Würzelchen in den ungekeimten Samen ist im Verhältniss zu den Kotylen äusserst gering; man darf also ruhig vernachlässigen, dass diese vor der Keimung hinzugerechnet wurden, nach der Keimung nicht.

Wenn wir diese Zahlen durchsehen, bemerken wir zunächst, dass während der Keimung sowohl bei Licht als im Dunkeln der Gehalt der von Glykosiden herrührenden Glykose abnimmt (sehr wahrscheinlich also auch die Glykoside), nicht nur absolut, sondern auch procentweise.

Während der Normalkeimung beträgt die Abnahme der von Glykosiden herrührenden Glykose 61,3 %; während der Keimung im Dunklen 68,4 %;

für Stärke sind die Werthe bezw. 76 % und 72 %,
für Eiweiss „ „ „ „ 72 % „ 79 %.

Diese Werthe stimmen ziemlich gut überein, sodass man sagen kann: Stärke und Glykose der Glykoside sind ungefähr in demselben Maasse aus den Kotylen verschwunden.

Betrachten wir nun die Keimpflanzen: in der normalen giebt es nur 16 mg, in der etiolirten 22 mg Glykose aus Glykosiden, Werthe, die dem aus den Kotylen verschwundenen Quantum von 506 mg durchaus nicht entsprechen; sie betragen noch nicht 5 % davon.

Wir können also folgende Schlüsse ziehen:

1. Die in den Glykosiden der Kotylen befindliche Glykose verschwindet aus denselben.

2. Sie wird verbraucht während der Keimung.

Die Glykoside, wenigstens ihre Glykose, dienen wie die Stärke als Reservestoff.

Durch Vergleichung der Beständigkeit gemahlener Kastanien, Fungi und Bakterien gegenüber, vor und nach der Extraction mit Methylalkohol suchte ich zu erforschen, ob die Glykoside auch noch einen biologischen Nutzen haben.

Extrahirte und nicht extrahirte Kotylen wurden zermahlen und in ± 100 ccm Wasser vertheilt. Beide Flüssigkeiten gingen gleich schnell, nach 1 oder 2 Tagen, in Fäulniss über; von einer antiseptischen Wirkung war also nichts zu entdecken.

Aesculin ist in den ungekeimten Samen sporadisch vorhanden, und zwar in der Plumula. Wenn man nun die Keimpflanze sich bis zu einem vierblätterigen Stadium entwickeln lässt, ist die Localisation des Aesculins folgende:

+ bedeutet: Aesculin anwesend, — bedeutet: kein Aesculin.

	Normale Keimpflanze	Etiolirte Keimpflanze
Kotylen	—	—
Kotylstiele	+	+
Stengelrinde	+	+
Blattstiele	+	—
Blätter	—	—
Hypokotyles Internodium	+	+
Wurzel	—	—

Die Fluorescenz der wässerigen Lösung war das Mittel zur Beobachtung der Localisation. Die Theile wurden mit Wasser ausgezogen und der Extract mit Bleiacetat und Natriumphosphat versetzt zur Entfärbung und Klärung; so waren Spuren nachzuweisen.

Aus der Tabelle ergiebt sich zuvörderst, dass Licht zur Bildung von Aesculin nicht nöthig ist; tritt dasselbe doch auch in der etiolirten Keimpflanze auf und wird da gewiss auf Kosten der Reservestoffe, wir wissen nicht auf welche Weise, hergestellt. In den Kotylen selber ist es nicht nachweisbar; wir sehen, dass es zuerst in den Kotylstielen erscheint (wahrscheinlich also da auf Kosten der Reservestoffe entsteht) und dann nach dem Stengel der Keimpflanze abgeführt wird. Zweitens zeigt sich, dass es zwischen den Blattstielen der etiolirten Keimpflanzen und denen der nicht etiolirten einen Unterschied giebt. In den ersteren ist Aesculin nicht vorhanden, in den letzteren wohl. Sollen wir nun hieraus schliessen, dass das in den Kotylstielen entstandene Aesculin auf irgend welche Weise zwar nach den Stielen assimilirender Blätter, aber nicht nach denen nicht assimilirender abgeführt wird?

Logischer kommt es mir vor, anzunehmen, dass in der normalen Keimpflanze an zwei Stellen Aesculin entsteht, 1. in den Kotylstielen, 2. in den Blattstielen nach erfolgter Assimilation.

So erscheint auch Aesculin in den jungen Schösslingen der vollwüchsigen Kastanie[1]) nur während des normalen Austreibens; die etiolirten Schösslinge bleiben äsculinlos, wie die ruhenden Knospen.

1) Es wird erwähnt, dass Aesculetin sich in der Rinde von *Aesculus Hippocastanum* L. finde. Aus direct in kochendem Wasser getödteter Rinde gelang es mir nicht, diesen Stoff zu erhalten; wurde die Rinde mit kaltem Wasser ausgezogen, so war Aesculetin darin wohl wahrzunehmen. Ich schreibe dies einer Enzymwirkung zu, weil ein Kaltwasserextract der Rinde im Stande war, reines Aesculin in Glykose und Aesculetin zu spalten (siehe die Dissertation [30]).

Capitel IV.

Die Spaltung des Salicins.

Im zweiten Capitel stellte es sich heraus, dass das Salicin beim Austreiben consumirt wurde. In welcher Weise geht nun diese Verminderung vor sich, tritt dabei Spaltung auf oder nicht? Dies werden wir nur dann constatiren können, wenn diese Spaltungsproducte nicht sofort dem völligen Consum oder der Umsetzung anheimfallen, was am ehesten von dem aromatischen Theile zu erwarten ist.

Bei einer Spaltung von Glykosiden dürfen wir die Erzeugung eines Zuckers und eines aromatischen Stoffes voraussetzen; betreffs des Salicins möchte man selbstverständlich an diejenigen Producte denken, welche im Laboratorium mittels Emulsins daraus zu bereiten sind, nämlich Glykose und Saligenin. Glykose ist natürlich zur Beobachtung ganz ungeeignet, da unsere Pflanze auch viel Stärke enthält, weit mehr als Salicin, und es der Glykose nicht anzusehen ist, ob sie von Salicin oder von Stärke herrührt. Wollen wir untersuchen, ob Spaltung stattfindet, so muss das Saligenin Object unserer Untersuchung sein, und wenn dieses überhaupt aufzufinden ist, so muss es zur Zeit des Austreibens der Knospen sein.

Diese Voraussetzung war zutreffend. Im April gelang es mir, Saligenin aus Schösslingen[1]) der *Salix purpurea* L. und *Salix Helix* L. in folgender Weise zu isoliren.

Die Schösslinge wurden in kochendem Wasser getödtet, zur Vorbeugung etwaiger Enzymwirkung, der Extract kochend filtrirt, um den Niederschlag des in kaltem Wasser wenig löslichen Saligenins zu verhüten, und wiederholt mit Aether ausgeschüttelt. Der Aether wurde der Verdunstung überlassen; der übrig gebliebene wässerige Rest liess sich gleichfalls langsam auf Objectgläsern eintrocknen.

Nach einigen Stunden erhielt ich auf diese Weise Krystalle, die folgende Eigenschaften des Saligenin zeigten. Es sind farblose Rauten mit einem spitzen Winkel von 66°, die stark polarisiren, mit diagonaler Auslöschung, und unzersetzt sublimiren.

Mit Bromwasser geben sie feine gelbe Nadeln mit gerader Auslöschung; mit Kupferacetat geben sie in verdünnter alkoholischer Lösung beim Erwärmen nach Hinzufügung von Ammoniumcarbonat

1) Der Rindenextract ergab die Krystalle nicht, weil der Aetherextract viel mehr Verunreinigungen enthielt, welche die Krystallbildung verhindern konnten.

[illegible]

[illegible]

[illegible]

[illegible]

Tetrachlorchinon, damit geschmolzen, gab eine violettblaue Masse. Eisessig erzeugte hierin polarisirende Stäbchen.

Alle diese Reactionen deuten auf eine Orthoverbindung[1]). Der einfachste Stoff, der obigen Bedingungen entspricht, ist Catechol (Brenzcatechin). Die für diesen Stoff charakteristischen mikrochemischen Reactionen (siehe Behrens, Heft 2) bestätigen dessen Anwesenheit, die makrochemische Untersuchung ergab dasselbe Resultat. Nach wiederholtem Umkrystallisiren aus Benzol war der Schmelzpunkt constant 104°.

Mit diesem reinen Stoff vorgenommene Elementaranalysen ergaben:

C 66%, H 5,2%,
C 65,9%, H 5,2%,

Im Durchschnitt C 65,95%, H 5,2%, was mit der Formel C_3H_3O genügend übereinstimmt.

Zwei Bestimmungen der Gefrierpunkterniedrigung ergaben für das Molekulargewicht $\pm$ 97 und $\pm$ 101.

Die Formel ist deshalb $C_6H_6O_2$, die des Catechols.

Unmittelbar stellt sich nun die Frage: ist Catechol als solches im Gewebe anwesend? Ich vermag dieselbe nur bejahend zu beantworten: sowohl in kochendem Wasser als in kochendem Alkohol getödtete Blätter und Aeste lieferten Catechol, von einer Enzymwirkung konnte also nicht die Rede sein. Mittels der empfindlichen Reaction mit Ferrichlorid und Natriumhydrocarbonat gelang es mir überdies, Catechol auch in den Rinden- und Blattzellen nachzuweisen; die Violettfärbung war deutlich zu erkennen (die Schnitte wurden in verdünnte Ferrichloridlösung gelegt, nach einigen Minuten abgespült und eine ziemlich concentrirte Natriumhydrocarbonatlösung hinzugefügt).

Jetzt kommt aber die Frage: haben Salicin und Catechol etwas miteinander zu schaffen, ist letzteres wirklich, sei es direct oder indirect, aus Salicin entstanden?

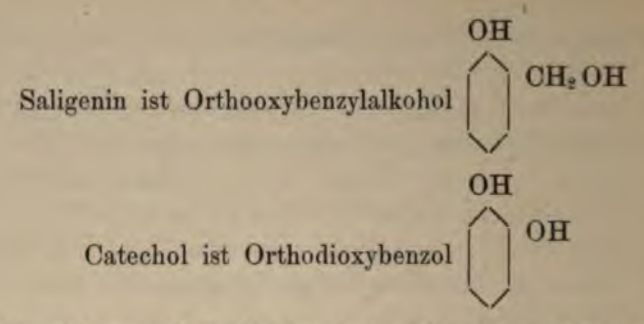
Betrachten wir zuerst die Formeln des Saligenins und des Catechols:

---

1) Siehe Bemerkung p. 248.

Saligenin ist Orthooxybenzylalkohol

Catechol ist Orthodioxybenzol



Beide sind also Orthoderivate; die Entstehung eines aus dem anderen ist nicht undenkbar, wenn auch die Herstellung von Catechol aus Saligenin im Laboratorium nicht so einfach ist, da die Oxydation des letzteren immer Salicylsäure liefert[1]).

Es ist jedoch klar, dass eine Vergleichung der Processe im Laboratorium mit denen im lebenden Organismus nur unvollkommen durchzuführen ist; wir können nur sagen, dass das Saligenin-Molekül CH_2 aus der Seitenkette abspalten muss, um Catechol zu erzeugen, welche abgespaltenen Atome wir uns bequemlichkeitshalber als in Kohlensäure und Wasser umgesetzt denken können. Eine Spaltung des Salicins in Glykose und Saligenin, welcher letztgenannte Stoff in Catechol übergeführt würde, ist also chemisch nicht unmöglich. Die Localisation des Salicins und des Catechols stimmt überein; beide sind in den Blättern und der Rinde, nicht im Holze anwesend.

Diese Thatsachen können uns aber lediglich in unserer Vermuthung bestärken; der Beweis für einen genetischen Zusammenhang zwischen Catechol und Salicin ist in dieser Weise nicht zu liefern.

Ein geeigneteres Mittel war, zu erforschen, ob im Catecholgehalt Veränderungen constatirt werden könnten, und wenn das der Fall, ob diese Veränderungen denen des Salicins entsprächen, oder mit denselben in umgekehrtem Verhältniss ständen.

Für die quantitative Bestimmung von Catechol fand ich eine Methode von Degener (6) vor, nämlich: ein Niederschlagen von Catechol in wässeriger Lösung durch basisches Bleiacetat. Hier war diese Methode nicht anwendbar: der Aetherextract enthält einen gelben Farbstoff, der gleichfalls durch basisches Bleiacetat gefällt wird.

1) Salicylsäure war in keinem Stadium des Wachsthums zu finden.

Sublimation ergab zwar einen reinen Stoff, aber makrochemisch ist es nicht möglich, quantitativ zu sublimiren. Daher wurde die von Prof. H. Behrens für die quantitative Bestimmung von Indigo angegebene Methode angewandt. Vom Aetherextract wurde auf einem Wasserbad der Aether langsam abdestillirt, die letzten Reste in einem Wasserbad bei $\pm$ 40° entfernt und absoluter Alkohol hinzugefügt. Diese Flüssigkeit wurde auf Volum gebracht und ein bestimmtes Quantum davon, z. B. 0,1 ccm, bis zur Trockenheit eingedampft und sublimirt. Dies geschah mittels des nach Prof. Wysman eingerichteten kupfernen Täfelchens mit einer runden Oeffnung von $\pm$ 1 cm Diameter. Ist dasselbe tüchtig erwärmt, so wird ein Tropfen Alkohol, der auf ein über der Oeffnung liegendes Glimmerplättchen gebracht ist, nicht nur von unten durch die Flamme, sondern noch stärker von der Peripherie aus durch das Kupfer erwärmt werden. In dieser Weise verdampft der absolute Alkohol langsam, ohne über das Objectglas hinwegzufliessen. Das ganze Quantum, $\pm$ 0,1 ccm, fügt man tropfenweise aus einem gläsernen Capillarröhrchen hinzu und legt inzwischen um den Tropfen einen Ring von Asbestpapier. Sobald aller Alkohol verdunstet ist, legt man auf den besagten Ring schnell ein Objectglas und darauf einen Tropfen Wasser zur Abkühlung. Nach einiger Uebung ist man im Stande, das Catechol als einen gleichmässigen Beschlag gegen die untere Seite des Objectglases sublimiren zu lassen.

Dieser Beschlag wird nun verglichen mit anderen von genau gleichen Quantitäten Alkohol, die per 25 ccm 50, 25 oder 10 mg Catechol enthalten. Ist der letztere Beschlag geringer, so muss die zu untersuchende Flüssigkeit concentrirt, ist er grösser, verdünnt werden, solange bis die Sublimate übereinkommen. Ich bemühte mich bei diesem Verfahren festzustellen, bei welcher Verdünnung der Beschlag sichtlich geringer oder grösser war, als der des Maasses, und den Durchschnitt dieser beiden Grenzwerthe nahm ich als den richtigen Werth an. Beim Sublimiren verliert sich natürlich immer etwas, da jedoch die Verhältnisse dieselben sind für die untersuchte Flüssigkeit und die Maassflüssigkeit, konnte das keinen Fehler bei der Vergleichung verursachen.

Oberflächlich betrachtet, scheint diese Methode nicht sehr genau zu sein; trotzdem liefert sie vorzügliche Resultate und ermöglicht nach einiger Uebung eine Genauigkeit bis auf Milligramme.

Wäre alles Salicin in Catechol übergeführt worden, so hätten 64,2 mg Salicin 24,7 mg Catechol liefern müssen. Das gefundene Quantum 23 mg macht 92 % davon aus.

Wenn man das Maass der Genauigkeit der Catecholbestimmungen in Betracht zieht, so stimmen die beiden Werte genug überein, dass man daraus schliessen kann: Die Veränderungen von Salicin und Catechol verhalten sich wie die Molekulargewichte, d. h. wie 100 : 38. (Die gefundenen Werte verhalten sich wie 100 : 36.)

Es wird immer unausführbar bleiben, den absolut zuverlässigen Beweis einer solchen Umwandlung zu liefern; dass jedoch hier Salicin in Catechol und Zucker gespalten wird, etwa mit Saligenin als Zwischenstadium, das machen obenstehende Ergebnisse sehr wahrscheinlich, um so mehr, als die im folgenden Capitel zu besprechenden Versuche sie bestätigen.

Capitel V.

Die Neubildung und der Transport des Salicins.

Wo geschieht diese Neubildung? Wir sahen schon oben, dass die jungen Blätter, nachdem sie in einem Stadium salicinlos gewesen, im Licht wieder aufs neue Salicin erhalten, während in etiolirten Blättern der Gehalt fortwährend abnimmt; demnach ist es wahrscheinlich, dass in den Blättern, und zwar nur im Lichte, Salicinbildung stattfindet; erwiesen ist es aber noch keineswegs.

Um Beweise dafür zu finden, muss der Gehalt der Blätter in verschiedenen Zeitpunkten unter verschiedenen Bedingungen, namentlich im Licht und Dunkel, festgestellt werden. Versuche mit abgeschnittenen Aesten sind weniger geeignet, weil die Pflanzen nicht normal bleiben; soll man mit vollkommener Gewissheit Veränderungen constatiren, so muss solches an Theilen der normalen Pflanze stattfinden.

Drei Untersuchungsmethoden wurden angewandt:

1. Von demselben Exemplar wurden nach Sonnenuntergang eine Anzahl Blätter halbirt, und zwar derart, dass eine Blatthälfte entfernt wurde, und die andere mit dem Mittelnerv an der Pflanze blieb, folglich wie gewöhnlich Stoffe ab- oder zuführen konnte (siehe Lotsy, 13).

Am nächsten Morgen, vor Sonnenaufgang, wurde die andere Hälfte vom Mittelnerv abgeschnitten und untersucht. Diese Hälften

waren sich genügend ähnlich, dass Vergleichungen angestellt werden konnten, falls eine hinreichende Anzahl gebraucht wurde.

2. Von demselben Exemplar wurde eine grosse Anzahl wohl erhaltener Blätter nach Sonnenuntergang gepflückt, am folgenden Morgen eine gleich grosse Anzahl vor Sonnenaufgang und der Salicingehalt verglichen.

3. An der Pflanze wurden einige Aeste mit schwarzem, undurchsichtigem Wachspapier umhüllt. Nach 48 Stunden wurde das Papier entfernt, (die Aeste sahen vollkommen normal aus), und die gut erhaltenen Blätter wurden untersucht. Zur Vergleichung diente wieder eine gleich grosse Anzahl von Blättern von nicht umhüllten Aesten dieses Exemplares.

1. Halbirungsversuche. Die gefundenen Werte sind per 100 Blatthälften berechnet.

a) kleinblätteriges Exemplar.

Abends 8 Uhr, 7. Aug.: 47,5 mg Glykose, 87,2 mg Salicin,

Morgens 4 Uhr, 8. Aug.: 27,4 mg Glykose, 60,2 mg Salicin.

Also eine Abnahme von 27 mg Salicin = 30% des Totalquantums.

b) grossblätteriges Exemplar.

Abends 8 Uhr, 7. Aug.: 80,8 mg Glykose, 177,7 mg Salicin,

Morgens 4 Uhr, 8. Aug.: 31,9 mg Glykose, 142,7 mg Salicin.

Also eine Abnahme von 35 mg Salicin = ± 20% des Totalquantums.

2. Versuche mit ganzen Blättern eines Exemplares.

a) Abends 8 Uhr, 7. Aug.: 1,2% Glykose, 4,6% Salicin,

b) Morgens 4 Uhr, 8. Aug.: 1,1% Glykose, 3,2% Salicin,

c) Abends 8 Uhr, 8. Aug.: 2% Glykose, 4,6% Salicin.

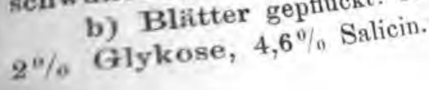
Eine Abnahme also in der Nacht von 4,6% auf 3,2%: 30% sind verschwunden; am folgenden Tage eine nahezu gleich grosse Zunahme.

3. Versuche mit umhüllten Aesten desselben Exemplares.

a) Blätter umhüllter Aeste: 6. Aug. 8 Uhr abends bis 8. Aug. 8 Uhr abends: 1% Glykose, 3% Salicin.

Also eine Abnahme in 48 Stunden von 4,6% auf 3%. 1,6% Salicin oder 35% des normal vorhandenen Quantums ist verschwunden, also nur wenig mehr als in einer Nacht.

b) Blätter gepflückt: 8. Aug. 8 Uhr abends, nicht verdunkelt: 2% Glykose, 4,6% Salicin.



Zusammenfassend können wir sagen, dass sich bei diesen Versuchen aufs deutlichste eine Abnahme des Salicins in der Nacht zeigt, welcher eine nahezu gleich grosse Zunahme am nächsten Tage folgt, und zwar 20—30 % von der abends vorhandenen Totalmenge.

Es wird also am Tage in den Blättern neues Salicin gebildet, das während der Nacht verschwindet.

Wird es consumirt oder transportirt? Zur Beantwortung dieser Frage ist es unbedingt notwendig, den Catechol- und Salicingehalt nicht nur des Blattes, sondern auch der Rinde zu erforschen.

Zunächst das Catechol in den Blättern:

a) Abends nach Sonnenuntergang auf 16,1 g Trockengewicht an Blättern $>$ 90 mg und $<$ 100 mg = $\pm$ 95 mg = 0,6 % Catechol.

b) Morgens vor Sonnenaufgang auf 14,1 g Trockengewicht (Blätter desselben, Exemplares wie bei a) $>$ 135 mg und $<$ 145 mg = $\pm$ 140 mg = 1 % Catechol. Eine Vermehrung also des Catecholgehaltes um 0,4 %, während das Salicin vermindert ist.

Verhalten sich nun auch hier die beiden Veränderungen wie die Molekulargewichte? Dazu müssen an einem Objekt sowohl Salicin als Catechol bestimmt werden, abends und morgens.

a) 200 Blatthälften, abends 7. Sept. nach Sonnenuntergang, 5 g Trockengewicht, 224,8 mg Salicin = 4,5 %; 32 mg Catechol = 0,65 %.

b) 200 Blatthälften, morgens 8 Sept. vor Sonnenaufgang, 4,9 g Trockengewicht, 162,1 mg Salicin = 3,3 %; 52 mg Catechol = 1,07 %.

Wir sehen also aus diesen 200 Blatthälften 62,7 mg Salicin verschwinden und das Catechol sich um $\pm$ 20 mg vermehren. 62,7 mg Salicin entsprechen theoretisch 24 mg Catechol. Diese Werthe stimmen nicht so genau wie die der etiolirten Zweige, die Processe sind ja auch viel complicirter; im grossen und ganzen finden wir jedoch dasselbe Resultat, so dass wir in Uebereinstimmung mit dem im vorhergehenden Capitel gefundenen sagen: während der Nacht findet in den Blättern eine Spaltung des Salicins statt, wobei Catechol entsteht.

Was geschieht in der Rinde, wechselt auch dort der Salicin- und der Catecholgehalt?

Von demselben Exemplar wurden scheinbar gleiche blatttragende Aeste ausgewählt, und der eine von jedem Paar abends, der andere morgens zur Gehaltsbestimmung benutzt. Nur die Ast-

theile wurden verwendet, welche mit vollkommen entwickelten Blättern versehen waren, also nicht die Spitze, und nicht zu dicke Teile.

Versuch *A*. Abends 0,9 % Glykose, 3,8 % Salicin.
Versuch *B*. Morgens 0,9 % Glykose, 6,3 % Salicin.
Versuch *C*. Morgens 3,8 % Glykose, 3 % Salicin.

Bei *C* waren es nämlich Aeste, deren Blätter am Abend zuvor alle entfernt waren.

Versuche *D* und *E* mit einem anderen Object und mit weniger blattreichen Aesten (September).

Versuch *D*. Abends 0,7 % Glykose, 2,3 % Salicin.
Versuch *E*. Morgens 1,4 % Glykose, 3,4 % Salicin.

Wir finden für die Nacht jedesmal eine Zunahme, wenn die Aeste Blätter tragen, sonst eine Abnahme. (Die starke Zunahme der Glykose in diesem Fall mag vielleicht einem Wundreiz zuzuschreiben sein.)

Leider sind die Catecholbestimmungen mit einem andern Exemplar angestellt worden, sodass eine Vergleichung des Salicin- und Catecholgehaltes mit einander unmöglich war.

a) Abends nach Sonnenuntergang auf 6,24 g Trockengewicht Rinde: > 35 mg und < 45 mg $= \pm 40$ mg Catechol $= 0{,}64\,\%$.

b) Morgens vor Sonnenaufgang auf 5,62 g Trockengewicht Rinde: > 20 mg und < 30 mg $= \pm 25$ mg Catechol $= 0{,}40\,\%$.

Also eine Verminderung des Catecholgehaltes.

Die procentischen Werte stellen kein vollkommen richtiges Bild dar, weil auch das absolute Gewicht der Rinde sich ändern muss. Diese Veränderungen im Totalgewicht sind jedoch zu geringfügig, als dass sie unsere Resultate wesentlich beeinflussen könnten.

Wiederholt bemühte ich mich, das totale absolute Quantum der Veränderungen in den Blättern mit denen in der Rinde zu vergleichen, aber mit negativem Resultat. Halbirung der Aeste war natürlich nicht möglich und scheinbar gleiche Aeste stellten sich schliesslich als nicht vergleichungsfähig heraus, was das Verhältniss von Rindegewicht und Blattgewicht betraf; überdies ist der Ast kein abgeschlossenes Ganzes: Abfuhr nach Spitze und Basis kann immer stattfinden.

Ueberblicken wir nun die erhaltenen Resultate:

in der Nacht nimmt der Salicingehalt der Blätter ab, der der Rinde zu,
" " " " " Catecholgehalt " zu, " " " ab,
am Tage " " Salicingehalt " zu, " " " ab,
" " " " Catecholgehalt " ab, " " " zu.

Betrachten wir nur das Salicin, so würde man sagen, in der Nacht wird das am Tage neugebildete Salicin aus den Blättern nach der Rinde abgeführt; betrachten wir nur das Catechol, so würde man auf einen Transport am Tage von den Blättern zur Rinde, in der Nacht von der Rinde zu den Blättern schliessen.

Es gäbe also während der Nacht zwei entgegengesetzte Strömungen, eine des Salicins, eine des Catechols.

Dies alles ist zum mindesten unwahrscheinlich[1]) und stimmt auch nicht mit den Ergebnissen des vorhergehenden Capitels. Dort haben wir aus diesen Veränderungen des Salicins und des Catechols in entgegengesetzter Weise und im Verhältniss der Molekulargewichte geschlossen auf eine Zunahme des Catechols durch Spaltung von Salicin, auf eine Abnahme desselben durch Neubildung von Salicin.

Ich glaube, dass nur diese Schlussfolgerung richtig ist; jene zeigt uns nur, dass wir wegen dieser Spaltung den Transport doch nicht leugnen dürfen. Beides findet statt: Spaltung und Neubildung des Salicins, Transport jedoch der Glykose.

Wenn in den Blättern während der Nacht Salicin gespalten wird und Catechol an der Stelle bleibt, Glykose nach der Rinde transportirt wird und dort wieder aufs neue Salicin bildet mit Hülfe des dortigen Catechols, so sind die einzelnen Erscheinungen der nächtlichen Veränderungen deutlich. Ebenso die täglichen, wenn wir sagen: in den Blättern wird Salicin gebildet aus Assimilationsproducten und während der Nacht entstandenem Catechol; in der Rinde wird Salicin gespalten, Glykose consumirt oder transportirt und Catechol bleibt an der Stelle. Findet der nächtliche Process auch am Tage statt, so wird er unsichtbar, indem der tägliche ihn an Intensität übertrifft.

Wenn wir obige Betrachtungen kurz formuliren, können wir sagen: höchst wahrscheinlich ist das Salicin kein Transportstoff und wird nur die Glykose transportirt, wobei das Catechol am Platze bleibt. Dies würde stimmen zu Pfeffers Hypothese über die Bedeutung der Benzolderivate.

Ich will diese schon in der Einleitung genannte Hypothese hier wiederholen: In analoger Weise wie die Polysaccharide dienen vielleicht die esterartigen Verbindungen der Kohlenhydrate mit

1) Eine Untersuchung der Permeabilität der *Salix purpurea*-Zellen für Salicin, angestellt mit Hülfe von Plasmolysirungsversuchen (siehe v. Rysselberghe [21]) ergab ein negatives Resultat: kein Rückgang der Plasmolyse konnte in Salicinlösungen verschiedener Concentration beobachtet werden.

Phenolkörpern zur Herstellung von schwer diosmirenden Verbindungen, bei deren Zerspaltung im allgemeinen der Phenolkörper intact in der Zelle verbleibt, um fernerhin wieder zur Bindung von Zucker benutzt zu werden.

Betrachten wir nun die Ergebnisse der Etiolirungsversuche, welche uns bei der Erörterung der Frage: wo findet die Spaltung statt? bestimmtere Schlussfolgerungen gestatten werden.

Früher beschriebene Versuche (siehe p. 254) ergaben:

Rinde vor dem Austreiben 351,2 mg Salicin, 36 mg Catechol,
Rinde nach dem Austreiben 232 mg „ , 55 mg „

Junge etiolirte Schösslinge 55 mg Salicin, 4 mg Catechol. Verschwundenes Salicin 64,2 mg, gebildetes Catechol 23 mg (theoretisch zu erwarten 24,7 mg).

Bei weitem der grösste Theil des gebildeten Catechols war also in der Rinde befindlich, nur sehr wenig in den jungen etiolirten Schösslingen.

Was sollen wir davon halten? Wenn alles aus der Rinde verschwundene Salicin als solches nach den etiolirten Schösslingen transportirt und dort gespalten worden wäre, so müsste sich entweder daselbst 23 mg Catechol befinden oder fast alles wieder aus den jungen Schösslingen nach der Rinde zurückbefördert worden sein; dies wäre nicht unmöglich, aber doch unwahrscheinlich.

Wäre nun alles Salicin in der Rinde gespalten und als Glykose in die jungen Theile abgeführt worden, dann wäre es wieder unbegreiflich, weshalb die jungen Theile Salicin und namentlich Catechol enthalten sollten. Dies ist also auch nicht anzunehmen. Ich denke mir darum folgendes: Nach der sich entwickelnden Anlage der schlafenden Knospen wird, auf irgend welche Weise, Salicin abgeführt, bis ein gewisses Quantum vorhanden ist, ebenso wie solches der Fall ist in einer ruhenden Normalknospe im April.

Fängt nun aber die Entwickelung, das Austreiben, an, strecken sich die Theile, dann wird dieses Salicin gespalten, die Glykose verbraucht, das Catechol bleibt übrig. In den näher bei der Rinde gelegenen Zellen wird das Salicin ebenfalls gespalten, die Glykose den der Spitze näher gelegenen zugeführt, um den dortigen Salicinverlust zu decken, und mit dem restirenden Catechol neues Salicin herzustellen.

Die nun Catechol enthaltenden Zellen bekommen wieder Glykose von den mehr basalwärts gelegenen und binden diese durch Catechol wieder als Salicin und so weiter. So kommt eine Strömung

zu Stande oder vielmehr eine Kette, in welcher bei jedem Glied Salicin gespalten, Glykose losgelassen und durch Catechol der folgenden Zelle wieder aufgefangen wird; d. h. ein Transport von Zelle zu Zelle als Glykose, eine Ablagerung in der Zelle als Salicin. In der Mitte der Kette braucht diese Wandlung nicht sichtbar zu sein, wohl jedoch an den Enden.

Das Ende in der Rinde giebt Glykose ab, es bleibt Catechol übrig, daher die grosse Salicinabnahme und zu gleicher Zeit die starke Catecholzunahme.

Wie aber verhält sich die Sache am anderen Ende der Kette, in den jungen etiolirten Schösslingen? Da ist der Verlauf complicirter. Es wird da Salicin gespalten und Glykose verbraucht; das restirende Catechol erhält aber jedesmal neue Glykose; es müsste also durch die Schnelligkeit der Umwandlung nahezu kein Catechol in jenen Fällen zu finden sein, wenn nur das absolute Quantum Salicin in jedem Schössling das nämliche bliebe. Dem ist aber nicht so. Vergleichen wir dazu die Daten der Etiolirungsversuche p. 241, so sehen wir:

1. dass es per 100 junge Schösslinge von 18 mm Länge mehr Salicin giebt, als per 100 junge Schösslinge in irgend welchem andern Stadium, was vollkommen unserer Voraussetzung entspricht: dass nach den ersten Entwickelungsstadien kein Salicin als solches mehr abgeführt wird,

2. dass per 100 junge Schösslinge das absolute Quantum in langsamer Abnahme begriffen ist, von 28 bis 15,4 mg.

In dem Etiolirungsversuch dieses Capitels, bei dem die Schösslinge 4 mg Catechol enthielten, war der Salicingehalt 2,2%; dieselben waren also im Stadium der 48 Schösslinge mit 2,4% Salicin, siehe p. 241. Da gab es per 100 Stück noch fast 21,6 mg Salicin; verschwunden waren demnach mehr als 6,4 mg.

Wenn nun unsere Voraussetzung richtig ist, so muss nur soviel Catechol in den jungen Schösslingen vorhanden sein, als der absoluten Abnahme des Salicins entspricht; hat doch nur jenes Catechol keine neue Glykose erhalten und bestand als solches fort.

In diesem Falle müssten 100 junge Schösslinge $\frac{110}{286} \times 6{,}4$ mg = 2,5 mg Catechol enthalten. Gefunden wurde $\pm$ 4 mg Catechol per 200 junge Schösslinge, ein Quantum von 2 mg per 100. Die Uebereinstimmung dieser Werthe bestätigt unsere Voraussetzung.

[illegible] mit nicht [illegible]

[illegible] neben der [illegible] anscheinend [illegible]

[illegible] Quantität: [illegible] dem Austreiben im [illegible] Spuren von [illegible] Salzim. Dies [illegible] der transitorische, [illegible] der Stärke- [illegible]

[illegible] nur im Lichte.

[illegible] Eigenschaften: [illegible] hemmt besonders [illegible]

die Blätter Salicin bilden. Catechol liefert den aromatischen Theil, was den anderen?

Es liegt ja auf der Hand, zu denken, dass wir es mit einem Assimilationsproduct zu thun haben, und in Analogie mit den Erscheinungen beim Transport würde man Glykose vermuthen. Ist diese Vermuthung auch zu bestätigen?

Deshalb versuchte ich, ob die Pflanze Salicin erzeugte, wenn etiolirte Schösslinge, ganz ausgewachsen und fast salicinfrei, im Dunkeln in einprozentiger Glykoselösung verweilten.

Stärkefreie Pflanzen bilden ja Stärke, wenn sie im Dunkeln in Glykoselösung gestellt werden; Catechol als solches ist in den Schösslingen vorhanden, eine Salicinbildung wäre möglich. Die Versuche ergaben leider ein negatives Resultat, sodass der Process noch unerklärt ist; auch bleibt die Möglichkeit, dass es eines Lichtreizes zu dem Process bedarf.

Jedenfalls geschieht die Salicinbildung in den Blättern während des ganzen Sommers; auch noch im October fand der Transportprocess statt.

Dies zeigt wieder deutlich, dass nicht nur der beim Austreiben erlittene Salicinverlust ersetzt wird (das war schon im Juli geschehen), sondern dass die Neubildung auch nachher fortgeht.

In der Nacht wandert in der angedeuteten Weise das Salicin nach der Rinde und verschwindet dort am Tage unter Zurücklassung seines Catechols; offenbar wird der abgespaltene Zucker benutzt, sei es zum Wachsthum, sei es zur Athmung.

Eigenthümlich ist es, dass vor dem Abfall der Blätter im Herbst nur ein Theil des Salicins verschwindet, dass die schon zu Boden gefallenen, gelben Blätter noch ein ziemliches Salicinquantum enthalten und dass ihr Catecholgehalt nur wenig zugenommen hat.

Zum Schluss noch eine Rectifikation. In diesem Capitel war von einer Neubildung von Salicin die Rede, und dies ist doch eigentlich nicht ganz richtig. Das Vorhergehende erklärt nämlich nur die Bildung von Salicin, solange noch aus früherem Salicin entstandenes Catechol vorhanden ist. Wie das absolute Quantum des Salicins zunimmt, eine Zunahme, welche ohnehin mit dem Wachsthum der Pflanze stattfinden muss, blieb unbekannt; ebenfalls, woher das Salicin der neu entstandenen Theile rührt.

Ist Salicin oder Catechol das primär entstandene Product?

Wir betreten hier ein Gebiet von besonders von Chemikern aufgestellten Hypothesen, ob die Bildung aromatischer Stoffe im

Abbau oder im Aufbau des Protoplasmas, aus Eiweissstoffen oder aus Kohlenhydraten, geschehe.

Alles scheint mir hier jedoch noch in der Schwebe zu sein, namentlich aus dem schon oben angegebenen Grunde, dass man im Laboratorium stattfindende Reactionen mit denen im Organismus nicht zu leichtfertig vergleichen soll, da die Wirksamkeit des Protoplasmas ein uns unbekannter Factor ist.

Die Nekrobiose. In einer Abhandlung: „Weitere Untersuchungen über die Indigobildung aus dem Waid" unterscheidet Beyerinck (3) einen zweifachen Modus, wonach das Absterben der Gewebe geschehen kann.

Bei der Nekrose werden zugleich mit dem Tode des Protoplasmas auch die Enzyme vernichtet, bei der Nekrobiose bleiben sie thätig. Im letzteren Falle ist die Möglichkeit einer Einwirkung dieser Enzyme auf räumlich von ihnen getrennte Stoffe gegeben. Aus Glykosiden können aromatische Stoffe gebildet werden, wie z. B. Methylsalicylat und Cumarin; aus dem Isatin des Waids entsteht Indoxyl und indirect Indigblau.

Beyerinck erwähnt ebenfalls die Bildung eines schwarzen Pigments in den Blättern von *Pyris communis*, *Trollius*, *Salix purpurea*, *Populus nigra* u. s. w. in Folge der Nekrobiose. Bei der Untersuchung der Birnenblätter blieb ihm das Chromogen unbekannt, es war jedenfalls kein Tyrosin; das Enzym war Tyrosinase.

Aus Blättern und Rinde von *Salix purpurea* erhielt ich Tyrosinase, auch hier war Tyrosin abwesend.

Die Entstehung eines schwarzen, ebenfalls bei der Oxydation des Catechols erhaltenen Productes brachte mich auf den Gedanken, Catechol möchte das Chromogen sein, umsomehr als das von Bourquelot (5) aus *Russula delica* isolirte Enzym verschiedene Phenole und Phenolderivate unter Bildung schwarzer Stoffe spaltete.

Nach der Bourquelot'schen Methode wurden nun etiolirte Schösslinge mit Sand zerrieben und die Mischung mit chloroformhaltigem Wasser extrahirt. Die Filtration ergab eine etwas trübe, lichtbraungraue Flüssigkeit, von welcher ein Theil nach 24 stündigem Stehen an der Luft nicht nachdunkelte. Ein andrer Theil wurde einer Catechollösung beigemischt, deren Reaction eine neutrale oder sehr schwach saure war.

Nach einigen Stunden war diese Flüssigkeit durch braun und roth hindurch schwarz geworden; ein drittes Gefäss mit reiner Catechollösung war farblos geblieben, sodass ich hiermit nachgewiesen zu haben glaube, dass Catechol der Stoff ist, der unter dem Einfluss dieser Tyrosinase absterbende *Salix*-Theile schwarz färbt. (Salicin, das diesem Extract zerriebener Theile beigemischt wurde, ergab keine Schwarzfärbung.)

Betrachten wir das Schwarzwerden noch etwas genauer.

Bei der Nekrobiose färben sich Rinde und Blatt sehr schnell schwarz, auch ohne Zerreiben; Catechol und Tyrosinase müssen demnach einander unmittelbar nahe liegen, und zwar dem Anschein nach beide in jeder Zelle zusammen, sonst wäre keine so schnelle Bildung des schwarzen Productes in jeder Zelle möglich.

Beyerinck fand das Enzym der *Isatis tinctoria* in den Chloroplasten, das Isatan im Protoplasma. Hier würde man der Giftigkeit des Catechols halber dies nicht vermuthen; wahrscheinlich befindet sich dasselbe in den Vacuolen, das Enzym im Protoplasma[1]).

Blatt und Rindezellen waren jedoch zu klein, als das man solches hätte untersuchen können. Ich glaube, die vorausgesetzte Localisation bietet der Anwendung von Pfeffer's Hypothese keine Schwierigkeiten, würde jedoch mit der sonst unumgänglichen Annahme eines Catecholtransportes schwer zu vereinbaren sein.

Capitel VI.

Das Populin der *Salix*-Arten.

In dem Aetherextract sowohl des sauren als des mit Ammoniumcarbonat versetzten Warmwasserauszuges der Theile von *Salix purpurea* befand sich ausser Catechol und den Spuren Saligenin nebst einem amorphen gelben Farbstoff noch ein dritter krystallinischer Stoff. Dieser krystallisirte aus unreinen wässerigen Lösungen mit unvollkommenen Dreieckchen, aus reineren Lösungen in dünnen, strauchähnlichen Nadeln. Die Krystalle waren farblos, polarisirend mit gerader Auslöschung, ziemlich gut löslich in warmem Wasser mit neutraler Reaction, nahezu unlöslich in kaltem Wasser.

Diese letzte Eigenschaft wurde zur Isolierung benutzt; der trockene Aetherrest wurde von kochendem Wasser aufgenommen, welches beim Erhalten nur obengenannten Stoff absetzte.

1) Siehe Pfeffer (19), § 87.

Abfiltriren und wiederholtes Umkrystallisiren aus heissem Wasser genügte zur Reindarstellung.

Der so erhaltene Stoff war, wie das Ausschütteln aus saurer sowie aus mit Ammoniumcarbonat versetzter Lösung ergab, entweder ein phenolartiger Körper oder ein indifferenter Stoff.

p. Diazobenzolsulfosäure bildete sowohl mit als ohne Alkali kein Tropäolin; Ferrichlorid ergab keine Färbung, ein phenolartiger Stoff war es also nicht.

Beim Erhitzen verbrannte der Stoff mit Karamelgeruch, Kochen mit concentrirter Salzsäure lieferte neben einem krystallinischen Stoff einen reducirenden Zucker; wir hatten es also mit einem Glykosid zu thun. Salicin befindet sich sowohl in *Salix*- als in *Populus*-Arten. Populin wurde bis jetzt nur in den letzteren nachgewiesen; vielleicht wäre dies hier das unbekannte Glykosid? Dieser Gedanke erwies sich als zutreffend; die chemischen Eigenschaften[1]): Rothfärbung mit concentrirter Schwefelsäure, Unspaltbarkeit durch Emulsin, stimmten, sowie der Schmelzpunkt (der des Populins 100°, der des Salicins 198°, der des Salinigrins 199°). Populin ist Benzoylsalicin. Wenn unser Stoff wirklich dieses Glykosid war, so mussten bei der Spaltung durch Salzsäure Benzoësäure, Saliretin und Glykose erhalten werden. Die Versuche zeigten, dass diese Voraussetzung zutraf: das aromatische, beim Kochen mit Salzsäure gebildete Spaltungsproduct wurde nach Abstumpfen der Säure mit Aether ausgeschüttelt, der Aether verdunstet und der Rest sublimirt. So erhielt ich einen krystallinischen Beschlag, der nach der Umkrystallisirung mikrochemisch durch Krystallform und das Silber- und Bleisalz (siehe Behrens, Anleitung zur mikrochemischen Analyse, Heft I, Org.) als Benzoësäure erkannt wurde.

Ein zweites Glykosid, nämlich Populin, ist also in *Salix purpurea* gefunden worden.

Das Populin reducirt Fehling'sche Lösung nicht und wird von Emulsin nicht gespalten; die Salicinbestimmungen, welche auf dieser Spaltung mit Emulsin beruhen, hat das Populin also nicht beeinflussen können.

Wie steht es jedoch um die Function des Populins, verhält sich dieses Glykosid ebenso wie das Salicin? Ist auch das Populin ein transitorischer Reservestoff?

---

1) Die von van Ryn „die Glykoside", p. 142 erwähnte Unlöslichkeit des Populins in Aether beruht auf einem Irrthum. Populin ist in Aether ziemlich gut löslich und kann damit aus Wasser ausgeschüttelt werden.

Dazu musste zunächst der Populingehalt unter verschiedenen Bedingungen bestimmt werden; vielleicht könnte Benzoylcatechol für das Populin dieselbe Bedeutung haben, wie Catechol für das Salicin.

Die Theile wurden zur Populinbestimmung mit kochendem Wasser extrahirt, und der Auszug mit basischem Bleiacetat und Natriumdiphosphat versetzt (es wurde nur kochend heiss filtrirt, damit das Populin nicht auskrystallisirte). Die Lösung liess man erkalten, filtrirte das ausgeschiedene Populin ab und entzog dem Filtrat die noch gelösten Spuren des Populins durch Ausschütteln mit Aether. Der Aetherrest und der Niederschlag wurden zusammen eine Stunde mit Salzsäure gekocht, und die gebildete Menge Glykose bestimmt. Salicin krystallisirte beim Erkalten nicht aus und wurde mit Aether nicht ausgeschüttelt, der gebildete Zucker rührte also nur vom Populin her.

Im October wurden noch ganz frische, normal grüne Blätter auf ihren Salicin- und Populingehalt untersucht.

10. October, Abends 6 Uhr: 1,7 % Populin, 2,5 % Salicin.

11. „ Morgens 6 „ 1,8 % „ 1,5 % „

Das Salicin verschwand während der Nacht aus den Blättern, der Populingehalt blieb nahezu gleich gross.

Es scheint demnach, dass das Populin hier nicht als transitorischer Reservestoff zu betrachten ist; denn die späte Jahreszeit konnte nicht die Ursache sein, dass der Gehalt ungefähr derselbe blieb, sonst hätte auch der Salicingehalt nicht während der Nacht abgenommen.

Man hätte gar nicht vermuthet, dass zwei einander so ähnliche Glykoside sich in so verschiedener Weise verhalten würden; um so mehr scheint es mir erwünscht, die Function des Populins, besonders die etwaigen Gehaltsveränderungen im Frühjahr, zu studiren. Nebst *Salix purpurea* L. mit ihrem ziemlich hohen Populingehalt (1,3 % in der Rinde dünner, 1,5 % in der Rinde dicker Aeste im October) wäre dann eine salicinlose und populinreiche Species, wie *Populus monilifera* Ait., in Untersuchung zu nehmen, was ich mir hiermit vorbehalte.

Eigenthümlich ist in phytochemischer Hinsicht, dass in den verwandten Geschlechtern *Populus* und *Salix* die beiden Glykoside Salicin und Populin vorkommen, und zwar in dieser Weise:

Salicin und Populin: *Salix purpurea* L., *Salix Helix* L., *Populus alba* L.

[illegible] Salix alba L.
[illegible] Populus monilifera Ait.
[illegible] Salix babylonica L.
Die Zahl der Beispiele würde noch um viele andere zu v[…]
[illegible] in welchen Pfla[…]
[illegible]
[illegible] Natürlich bemühte ich
[illegible] Salix-Arten zu isoliren, was
[illegible] Salix Helix L., Salix al[…]
[illegible] Ebenfalls erhielt i[…]
[illegible] populinhaltigen P[…]
[illegible] dieser Pflanz[…]
[illegible]

In der betreffenden Literatur fand ich nur eine einzige
[illegible], nämlich in den
[illegible]
[illegible] in der oben ang[…]
[illegible] Trockengewicht kein
Bei der Untersuchung [illegible] auf 35 g [illegible], sodass e[…]
[illegible] Blätter [illegible], vorhanden
[illegible] Quantitäten [illegible] Roxburg[…]
[illegible] den Blätter[…]
[illegible] ebensowenig aus
[illegible] zu erhalten, [illegible] Vorkommen von
[illegible] Pterocarpus-Species (das Vorkommen [illegible] herrührend, wird
[illegible] Pterocarpus-species [illegible]
[illegible] von anderen angezweifelt).

Wie schon oben gesagt, ist in Salix purpurea [...]
Farbstoff vorhanden, namentlich in den centralen Th[…]
[illegible] als Kennzeichen für Salix purpur[…]
[illegible] Farbe bewirkt. Wird ein Warmwa[…]
[illegible] geschüttelt, so enthält der Ae[…]
[illegible] Stoff.

Dieser gelbe Farbstoff löst sich:
in warmem Wasser wenig, der Uebers[…]
[illegible] Oeltropfen obenauf;
in Alkohol sehr gut, auch in Amylalkoho[…]
in Aether ziemlich gut;
nicht in Benzol, Xylol, Terpentin und S[…]

Alkalien lösen ihn mit rothbrauner Farbe, verdünnte Säuren geben alsdann ein flockiges Präcipitat.

Ihn zu sublimiren war nicht möglich; ebensowenig ihn krystallisiren zu lassen; es ergab sich daher die Unmöglichkeit, den Stoff rein zu erhalten, namentlich die Trennung vom Populin vollständig zu Wege zu bringen.

Je weiter jedoch diese Trennung fortgesetzt wurde, desto schwächer wurde die Reduction Fehling'scher Lösung nach dem Kochen mit Salzsäure, sodass der Farbstoff nicht glykosidartiger Natur zu sein scheint. Obige Eigenschaften deuten auf einen flavonartigen Körper, was insoweit interessant wäre, als viele Flavonderivate[1]), wie Luteolin, Quercetin, Rhamnetin, Fisetin, auch Holz- und Rindenfarbstoffe, zwei Hydroxylgruppen in der Orthostellung enthalten, was hier eine Verwandtschaft mit Catechol voraussetzen liesse.

Da nun Catechol sich als vorhanden herausstellte, wäre *Salix purpurea* vielleicht das geeignete Object, die Bildung eines Flavonfarbstoffes daraus zu studiren.

Zusammenfassung der Resultate.

1. Salicin wird beim Austreiben der Knospen und beim Fruchtreifen consumirt, functionirt also als Reservestoff.

2. Die Glykoside der Rosskastaniensamen verschwinden während der Keimung. Die Glykoside, wenigstens ihre Glykose, dienen als Reservestoffe.

3. Es scheint, dass in der Keimpflanze der *Aesculus Hippocastanum* L. an zwei Stellen Aesculin entsteht: 1. in den Kotylstielen, 2. in den Blattstielen nach erfolgter Assimilation. In den jungen Schösslingen der vollwüchsigen Kastanie wird es ebenfalls nur gebildet, wenn die Blätter assimilirt haben.

---

1) Den Namen Flavon gab Kostanecki dem Phenopyron (siehe Thomas [26])

[Strukturformel: Benzolring, verbunden mit O—C(—C₆H₅)=CH—C(=O)], worin als Chromophor die Kette O / \ \ / CO fungirt.

4. Beim Austreiben der *Salix purpurea* L. erscheint Saligenin in geringer Quantität, wahrscheinlich geht dem Verbrauch des Salicins eine Spaltung in diesen aromatischen Körper und Glykose voran.

5. Die Quantität ist zu gering, als dass Saligenin das endgültige Spaltungsproduct sein könnte; entweder Consum oder Umsetzung muss stattgefunden haben.

6. *Salix purpurea* L. enthält Catechol und zwar viel mehr als Saligenin.

7. Während des Austreibens nimmt das Catecholquantum zu; diese Zunahme verhält sich zu der Salicinabnahme nahezu wie die Molekulargewichte; eine völlige Spaltung des Salicins in Glykose und Catechol, mit dem Zwischenstadium Saligenin, ist wahrscheinlich.

8. Die Neubildung des Salicins findet am Tage in den Blättern statt, während der Nacht verschwindet das gebildete Salicin aus diesen Theilen. In der Rinde nimmt das Salicin am Tage ab, in der Nacht zu.

9. Das Catechol nimmt in der Nacht in den Blättern zu, in der Rinde ab; am Tage findet das Entgegengesetzte statt. Die Grössen der Veränderungen des Catechols und des Salicins verhalten sich auch hier wie die Molekulargewichte.

10. Nach Spaltung des Salicins und Abgabe der daraus entstandenen Glykose an weiter gelegenen Zellen bleibt das Catechol in der Zelle localisirt und bindet immer wieder neu zugeführte Glykose zu neuem Salicin, es bildet also aus dem Transportstoff Glykose den nicht diosmirenden transitorischen Reservestoff Salicin.

11. Pfeffer's Hypothese, dass die Verbindungen der Benzolderivate mit Kohlenhydraten zur Bildung schwer diosmirender Stoffe dienen dürften, reicht zur Erklärung der Vorgänge beim Austreiben der Knospen, sowie derer des täglichen Processes vollkommen aus; die an *Salix purpurea* für Salicin erhaltenen Resultate bestätigen ihre Richtigkeit.

12. In Folge der Einwirkung von Tyrosinase auf das Catechol findet das Schwarzwerden der Theile von *Salix purpurea* bei der Nekrobiose statt.

13. *Salix purpurea* L. enthält eine bedeutende Quantität Populin, dessen Bedeutung noch nicht erkannt wurde.

14. Der gelbe Farbstoff, welcher die Rinde von *Salix purpurea* kennzeichnet, scheint flavonartiger Natur zu sein.

Buitenzorg, 21. Januar 1903.

Dr. Th. Weevers.

Literatur-Verzeichniss.

1. **Albo**, Annales Agron. XXV, p. 621.
2. **Behrens**, Anleitung zur mikrochemischen Analyse.
3. **Beyerinck**, Over de indigovorming uit de weede. Verslag afdeeling Natuurkunde. Deel VIII. Koninkl. Akademie van Wetenschappen, blz. 91.
4. **Boorsma**, Mededeelingen 's Lands Plantentuin te Buitenzorg LII.
5. **Bourquelot**, Nouvelles recherches sur le ferment oxydant des champignons. Son action sur les phénols. Journal de Pharmacie et de Chimie, 6e Série, T. IV, 1896, p. 241.
6. **Degener**, Journal für Prakt. Chemie, 1879.
7. **Gessler**, Jahresbericht für Pharmacie, 1883, p. 113.
8. **Gorup**, Berichte der deutschen chem. Gesellschaft, Bd. 4, p. 906.
9. **Guignard**, Sur la localisation des principes qui fournissent l'acide cyanhydrique et les essences sulfurées des Crucifères. Comptes Rendus et Mémoires de la Société de Biologie, 9e Série, T. II, p. 55 et 488.
10. **Jowett & Potter**, Variations in the occurrence of salicine and salinigrine in different willow and poplar barks. Pharm. Journal, Aug. 1902.
11. **Kromayer**, Arch. der Pharm. (2), 105, p. 109; 109, p. 18 u. 216; 113, p. 19.
12. **Lavvs**, Centralhalle für Pharmacie, 1901.
13. **Lotsy**, Physiologische Proeven met Cinchona succirubra, Mededeelingen 's Lands Plantentuin te Buitenzorg, XXXVI.
14. **Marshall Ward & Dunlop**, On some points in the Histology and Physiology of the Fruits and Seeds of Rhamnus. Annals of Botany, Vol. I, 1887, p. 1.
15. **Molisch**, Sitzungsber. d. K. Akad. d. Wissensch. in Wien, Math.-nat. Cl., 1886, Bd. 93, Abth. II, p. 912.
16. **Molle**, La localisation des alcaloïdes dans les Solanacées. Mémoires cour. et autres Mémoires de l'Acad. Royale de Belgique, Tome LIII, 1895.
17. **Nickel**, Die Farbenreactionen der Kohlenstoffverbindungen, II. Aufl.
18. **Pfeffer**, Pflanzenphysiologie, Bd. 1, II. Aufl.
20. **Reynolds Green**, The soluble ferments and fermentation, p. 154.
21. **v. Rysselberghe**, Réaction osmotique des cellules végétales à la concentration du milieu. Mémoires cour. et autres Mémoires de l'Acad. Royale de Belgique.
22. **Schoorl**, Ned. Tijdschrift der Pharmacie, 1899.
23. **Spatzier**, Jahrb. f. wiss. Botan., 1893, Bd. 25, p. 75.
24. **Tailleur**, Sur un Glykoside caractérisant la période germinative du hêtre. Comptes Rendus de l'A. d. Sc. Tome 132, p. 1235.

25. Theorin, Växtmikrokemiska Studier. Öfversigt af Kongl. Vetenskaps Akademiens Förhandlingar, 1884, No. 5.

26. Thomas, Les matières colorantes naturelles.

27. Vanderlinden, Recherches microchimiques sur la présence des alcaloïdes et des glykosides dans la famille des Renonculacées, Recueil de l'Institut Botanique. Université de Bruxelles Tome V, 1902.

28. Voswinkel, Berichte d. deutsch. Pharm. Gesellsch. 1900, 3.

29. Van Ryn, Die Glykoside.

30. Weevers, Onderzoekingen over Glukosiden in verband met de stofwisseling der plant. Akademisch proefschrift, Universiteit Amsterdam, 1902.

Ueber Entstehung und Ausbreitung der Plasmaströmung in Folge von Wundreiz.

Von

Paul Kretzschmar.

Mit 3 Textfiguren.

In allen lebenden Zellen ist das Protoplasma in beständiger Bewegung. Diese Bewegung entzieht sich vielfach der directen Beobachtung. Jedoch kann sie auch so rapid vor sich gehen, dass sie sich als Strömung kundgiebt.

Diese Protoplasmaströmung wurde als das Symptom einer kräftigen Lebensäusserung der Zelle angesehen. De Vries[1]) schrieb ihr auf Grund seiner Untersuchungen, die eine allgemeine Verbreitung der Strömung im Pflanzenreiche ergaben, eine bestimmte Bedeutung zu. Der Plasmaströmung sollte die Aufgabe zufallen, die rasche Fortleitung von plastischen Stoffen von Zelle zu Zelle zu vermitteln.

Doch die Plasmaströmung besitzt nicht die allgemeine Verbreitung, wie sie de Vries annahm. Es stellte sich nämlich heraus, dass vielen Zellen nur eine Strömungsfähigkeit zukommt. Bei einigen Pflanzen ist in normalem Zustande Plasmaströmung nicht nachzuweisen. Vielmehr wird erst durch Einwirkung von inneren oder äusseren Ursachen das Plasma aus dem Zustande der Ruhe in den der lebhaften Bewegung versetzt. Also kann das Bestehen des Plasmaströmung auch der Ausdruck eines gereizten Zustandes sein.

Man hatte sich durch das Studium von Schnitten über die Zustände in der intacten Pflanze insofern täuschen lassen, als man unberechtigter Weise die in den Präparaten sichtbaren Zustände der Zelle für die ansah, die auch in der intacten Pflanze herrschten.

---

1) De Vries, Ueber die Bedeutung der Circulation und Rotation des Protoplasmas für den Stofftransport in der Pflanze. Botan. Zeitung 1885, p. 1.

Es ist eine bekannte Erfahrung, dass in frisch angefertigten Präparaten die Strömung oft nicht sofort wahrnehmbar ist, sondern erst nach einigen Minuten auftritt. Schon Meyen[1]), dann Schleiden[2]) und Hofmeister[3]) erklärten dies daraus, dass die vor der Präparation vorhandenen Bewegungen durch die äusseren Eingriffe beim Präpariren (Druck, Stoss, Verletzung) transitorisch aufgehoben würden, um dann, wenn sich das Protoplasma von dem geschehenen Eingriffe erholt hätte, allmählich wieder ins Leben zu treten. Wigand[4]) nahm an, dass das Plasma vorübergehend sich im Zustand der Ruhe befinde. Aber nicht der mechanische Eingriff bewirke die Strömung, sondern der Licht- und Wärmereiz der durch den Mikroskopspiegel concentrirten Lichtstrahlen. Frank[5]) hingegen constatirte als erster an einigen Wasserpflanzen (*Sagittaria, Vallisneria, Elodea)*, dass die Strömung normaler Weise nicht vorhanden ist, dass sie vielmehr erst durch veränderte äussere Bedingungen (Verletzung, Verminderung des Wassergehaltes) hervorgerufen wird. Diese Frank'schen Resultate fanden ihre Bestätigung durch Prillieux[6]), der unabhängig von Frank einige Jahre später dieselbe Entdeckung machte. Keller[7]) und Hauptfleisch[8]) untersuchten eine ganze Reihe von Landpflanzen und fanden, dass die Plasmaströmung in intacten Pflanzen keine so allgemeine Verbreitung hatte, wie de Vries sie annahm. Auch Pfeffer[9]) hat sich wiederholt gegen die allgemeine Verbreitung der Strömung ausgesprochen. Da nun unter normalen Verhältnissen in sehr vielen Zellen, gewöhnlich auch in den Leitbahnen des

---

1) Meyen, Pflanzenphysiologie 1838, Bd. II, p. 234.

2) Schleiden, Grundzüge d. wissensch. Botan. 1849, Bd. I, p. 305.

3) Hofmeister, Die Lehre von der Pflanzenzelle, 1867, p. 50.

4) Wigand, Studien über die Protoplasmaströmung in der Pflanzenzelle. Botan. Hefte 1885, I, p. 213.

5) Frank, Ueber die Veränderung der Lage der Chlorophyllkörner und des Protoplasmas in der Zelle und deren innere und äussere Ursachen. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. VIII, 1872, p. 216.

6) Ed. Prillieux, Sur les conditions qui déterminent le mouvement des grains de chlorophylle dans les cellules de l'Elodea. Comptes rendus 1874, Bd. 78, p. 750.

7) J. Keller. Protoplasmaströmung im Pflanzenreiche. Zürich 1890. Inaug.-Dissert.

8) Hauptfleisch, Untersuchungen über die Strömung des Protoplasmas in behäuteten Zellen. Jahrb. f. wiss. Botan., 1892, Bd. XXIV, p. 173.

9) Pfeffer, Pflanzenphysiologie, 1. Aufl., Bd. II, p. 392; 2. Aufl., Bd. I, p. 602. — Zur Kenntniss der Plasmahaut und Vacuolen, p. 278.

Phloëms[1]), Plasmaströmungen fehlen, so ist auch die de Vries'sche Theorie über den Stofftransport hinfällig geworden. Wo sie vorhanden sind, kommen sie nur für die schnelle Verbreitung der Stoffe innerhalb der Zelle in Betracht[2]). Die Discussionen von Kienitz-Gerloff[3]), der für die de Vries'sche Theorie eintritt, ändern nichts an der Sachlage.

Aus Frank's Arbeit lässt sich weiter ersehen, dass der Einfluss der Verwundung nicht auf die der Wundstelle zunächst gelegenen Zellen sich beschränkt, sondern dass die Verletzung als ein Reiz wirkt, der von Zelle zu Zelle sich fortpflanzt.

Gegenstand der vorliegenden Arbeit ist es nun, die Entstehung der Strömung durch Wundreiz und die Fortpflanzung dieses Reizes näher zu untersuchen.

Versuchspflanzen.

Die Pflanzen mussten, sollten sie meinen Zwecken genügen, zwei Bedingungen erfüllen. Sie durften erstens natürlich in intactem Zustande keine Plasmaströmung zeigen, verletzt dagegen mussten sie Strömung aufweisen. Zweitens mussten sie sich ohne jedwede Verletzung direct unter dem Mikroskope beobachten lassen. Hierzu war also eine gewisse Durchsichtigkeit erforderlich.

Unter der grossen Anzahl untersuchter Pflanzen, Land- wie Wasserpflanzen, fand ich nur Wasserpflanzen, und zwar die Familie der Hydrocharitaceen für meine Versuche tauglich. Als geeignetste Art aus dieser Familie ergab sich *Vallisneria spiralis*. Im Parenchym der Blätter liess sich die Fortpflanzung des Wundreizes sehr schön verfolgen. In den Epidermiszellen der Blätter kam es meist nicht zur Strömung; nur an Schnitten konnte man sie beobachten. Wenig geeignet waren die Wurzeln und die Blüthenstiele, die zuweilen, ohne sichtbare Verletzung, lebhafte Strömung zeigten[4]). Die beiden Elodeen, *E. canadensis* und *E. densa*, zeigten in den Epidermiszellen der Blätter und des Stengels secundäre Strömung[5]); in den Wurzeln

1) Strasburger, Ueber den Bau und die Verrichtungen der Leitungsbahnen in den Pflanzen, 1891, p. 363.

2) Pfeffer, Pflanzenphysiol., 2. Aufl., Bd. I, p. 602.

3) Kienitz-Gerloff, Protoplasmaströmung und Stoffwanderung in der Pflanze. Botan. Zeitung 1893, p. 36.

4) Keller, l. c., p. 25.

5) Ist Strömung sofort nach der Verwundung zu beobachten, so nennt sie Hauptfleisch (l. c., p. 200) primäre Strömung. Tritt sie erst nach einiger Zeit auf, so nennt er sie secundär.

konnte man nur schwer Strömung wahrnehmen. Von *Hydrocharis morsus ranae* war nur der Blattstiel für meine Zwecke brauchbar; hier wiesen die Epidermiszellen schöne secundäre Strömung auf. Die Gefässbündelzellen, gleichwie die des Stengels von *Elodea*, konnte man nicht beobachten. Die Blätter von *Hydrocharis* waren wegen ihrer Undurchsichtigkeit nicht brauchbar, die Wurzeln nicht, weil ihre Zellen primäre Strömung zeigten.

Zum leichteren Verständniss der nachfolgenden Versuche gebe ich eine kurze, anatomische Darstellung dieser Pflanzen.

Vallisneria spiralis zeichnet sich durch sehr lange, grasartige, lineale Blätter aus. Diese sind auf beiden Seiten von einer Epidermis überzogen, die sich aus kleinen, kurzen Zellen aufbaut. Darunter folgt oben und unten eine Lage grosszelligen, aus langgestreckten Elementen bestehenden Parenchyms, das dicht zusammenschliesst. Chlorophyllkörner finden sich in grösster Menge in den Epidermiszellen, in denen sie normaler Weise den der Aussenfläche parallelen Wänden anliegen, sparsamer in den Mesophyllzellen. Das Blattparenchym wird von einem grösseren, medianen Nerven und jederseits zwei seitlichen, kleineren parallel durchzogen. In der Blattspitze convergiren sie; auch mittelst Queranastomosen stehen sie untereinander in Communication. Sie bestehen aus langgestreckten, zarten Elementen. Die beiden äusseren, am Blattrande verlaufenden Nerven sind nur rudimentär entwickelt und entgehen deshalb leicht der Beobachtung.

An dem Stengel von *Elodea canadensis* sind die Blätter zu drei bis vier in einem Quirl angeordnet. Der Blattbau ist ein einfacher. Die Blätter setzen sich nur aus zwei Zellschichten zusammen. Durchsetzt sind sie in der Mediane von einem Blattnerven, dessen Zellen doppelt so lang und halb so breit wie die der Epidermis sind. Die der Aussenfläche parallelen Wände der Blattzellen sind unter normalen Verhältnissen dicht besetzt mit Chlorophyllkörnern. Vom Stengel kommt in unserem Falle nur die aus parallelepipedischen Zellen zusammengesetzte Epidermis in Betracht. Die normale Anordnung der Chlorophyllkörner ist dieselbe wie bei den Epidermiszellen der Blätter.

Elodea densa weist denselben anatomischen Bau auf wie *Elodea canadensis*; nur ist alles in grösserem Maassstabe ausgebildet.

Für den Blattstiel von *Hydrocharis morsus ranae* gilt das gleiche, was für den Stengel von *Elodea* angegeben ist.

Versuchsmethode.

Eine Angabe, die Pflanzen in intactem Zustande zu untersuchen, findet sich nur für *Vallisneria spiralis* bei Frank[1]). Während er die Pflanzen selbst im Wasser stehen liess, beugte er ein Blatt derselben aus dem Gefäss heraus und legte es behutsam über einen Objectträger, der unter dem Mikroskope lag. Dann bedeckte er eine Stelle des Blattes unter Vermeidung von Druck mit einem hinreichend grossen Deckglase. Er hatte nur noch dafür zu sorgen, dass das Blatt fortwährend benetzt wurde. Trotz aller angewandten Vorsicht würde diese Methode für meine Versuche nicht brauchbar gewesen sein. Abgesehen davon, dass bei dieser Untersuchungsart der Reizfortgang sich nur auf kurze Strecken beobachten liesse, waren es noch andere Bedenken, die mich zu einer besseren Untersuchungsmethode führten. Durch die Untersuchungen von Keller und Hauptfleisch war der Nachweis erbracht worden, dass ausser der Verletzung noch andere Einflüsse auf das normal ruhende Protoplasma einwirken können. So fand Keller[2]) bei *Elodea canadensis*, dass Strömung „aus inneren Gründen, aus Altersschwäche" auftrat, ohne dass eine Verletzung vorlag. Weiter riefen beide Autoren Strömung in intacten Zellen durch folgende äussere Eingriffe hervor: plötzliche Temperaturschwankungen[3]), Wechsel des Mediums[4]), Aenderung des Wassergehalts[5]), Bestreichen der Objecte mit einem Pinsel[6]), Druck des Deckglases[7]). Ausser diesen Eingriffen liess sich, wie ich feststellte, durch Biegung und durch intensive Beleuchtung der Objecte Strömung erzielen. Diese Umstände waren also alle bei der Versuchsausführung zu berücksichtigen.

Für meine Zwecke fertigte ich mir ein Wasserbassin (Glasplatte mit 1 cm hohem Paraffinrand) an, das ca. 24 cm lang und 6 cm breit war. In das mit Wasser gefüllte Becken konnte bequem die ganze Versuchspflanze gelegt werden. Die Beobachtung geschah direct im Wasser mit Hilfe der Wasserimmersion *D** von Zeiss.

1) Frank, l. c., p. 244.
2) Keller, l. c., p. 23.
3) Keller, l. c., p. 19. — Hauptfleisch, l. c., p. 209.
4) Keller, l. c., p. 18. — Hauptfleisch, l. c., p. 214.
5) Keller, l. c., p. 20. — Hauptfleisch, l. c., p. 213.
6) Hauptfleisch, l. c., p. 217.
7) Hauptfleisch, l. c., p. 217.

Das Bassin vermochte ich in jeder Richtung zu verschieben, ohne dass ich die Versuchspflanze zu berühren brauchte. Zur bequemeren Messung der Strecke, die der Reiz in longitudinaler Richtung durchlief, brachte ich mir einen Maassstab auf der äusseren, dem Beobachter zugekehrten Längswand des Paraffinwalles an. Sorgte ich nun dafür, dass die Objecte parallel zur Kante jener Wand gelegt wurden, so konnte bei sorgfältiger Verschiebung des Wasserbassins die Ausbreitung der Strömung ermittelt werden.

Bei der grossen Empfindlichkeit der Versuchspflanzen gegen äussere Einwirkungen waren bei Ausführung der Versuche folgende Maassregeln zu beobachten:

1. Zur Vermeidung von Temperaturschwankungen musste das Wasser im Becken dieselbe Temperatur wie das im Kulturgefäss aufweisen.

2. Die Versuchspflanze musste allseitig vom Wasser umgeben sein. Freiliegende Stellen waren durch Auflegen von Fliesspapier vor Verdunstung zu schützen.

3. Die Versuchsobjecte mussten aufs sorgfältigste behandelt werden. Biegen und Berühren war möglichst zu vermeiden.

4. Die Versuche durften nur im diffusen Lichte ausgeführt werden. Aber auch dann übten die durch den Hohlspiegel concentrirten Lichtstrahlen bei gedämpftem Lichte noch einen Reiz aus. Daran knüpfte sich die weitere Bedingung, dass die Untersuchungen nur unter Anwendung des Planspiegels ausgeführt wurden.

Hiernach ist es verständlich, dass z. B. Velten[1]) an intacten *Elodea*-Pflanzen und Dehnecke[2]) an intacten *Vallisneria*-Pflanzen Strömungen beobachteten.

Entstehen der Plasmaströmung.

Bei meinen Untersuchungen handelt es sich um die deutlich wahrnehmbaren Strömungen, nicht um die langsamen Bewegungen im Protoplasmakörper.

---

1) Velten, Ueber die Verbreitung der Protoplasmabewegung im Pflanzenreiche. Botan. Zeitung, 1872, p. 653.

2) Dehnecke, Einige Beobachtungen über den Einfluss der Präparationsmethode auf die Bewegungen des Protoplasmas der Pflanzenzellen. Flora 1881, p. 29.

Diese Strömungen werden bekanntlich durch das Fortrücken von Körnchen, also bei unseren Objecten durch das Fortrücken der Chlorophyllkörner, bemerklich.

Betrachten wir die Versuchspflanzen in intactem Zustande, so ist keine Plasmaströmung wahrzunehmen, selbst mit der stärksten Immersion nicht. Die Anordnung der Chlorophyllkörner ist so, dass sie den der Aussenfläche parallelen Zellwänden anliegen. Frank[1]) bezeichnet diesen, also den normalen Zustand als Epistrophe. Zuweilen zeigten einzelne Zellen an normalen, gesunden Blättern von *Elodea canadensis* Plasmaströmchen, ohne dass die Stellung der Chlorophyllkörner verändert wird. Auch Hauptfleisch[2]) hat diese Beobachtung gemacht. Ich lasse dahingestellt, ob es sich hierbei um den Erfolg einer Reizwirkung handelt, und halte mich nur an die stärkeren Strömungsbewegungen. Durchschneidet man eine intacte Pflanze und untersucht den abgeschnittenen Theil, so bieten sich für einige Zeit noch die normalen Verhältnisse dar. Nach etlichen Minuten jedoch sieht man eine Aenderung in der Stellung der Chlorophyllkörner vor sich gehen. Allmählich ordnen sie sich an den Seitenwänden an und werden schliesslich erst vereinzelt, dann insgesammt von dem in immer stärkere Bewegung geratenden Plasma mit fortgerissen zu lebhafter Rotation. Die Epidermiszellen der *Vallisneria*-Blätter zeigten, wie schon erwähnt (p. 275), keine Strömung nach Verletzung; die Chlorophyllkörner ordneten sich nur an den Seitenwänden der Zellen an. Diesen vom normalen so abweichenden Zustand nannte Frank Apostrophe. Die beschriebenen Veränderungen treten jedoch nicht gleichzeitig in allen Zellen des abgeschnittenen Theiles auf. Sie sind vielmehr an eine bestimmte Regel gebunden. Den Anfang machen die der Wundfläche zunächst gelegenen Zellen, dann schreitet die Veränderung von Zelle zu Zelle in die entfernteren Theile fort.

Die Reactionszeit, d. h. die Zeit, die vom Beginne der Verletzung bis zum Auftreten der Strömung verstreicht, ist nicht immer constant. Sie ist gewissen Schwankungen unterworfen. So betrug sie für *Vallisneria* im Sommer bei ca. 23° C. 2 Min., im Winter bei 12° C. dagegen 10 Min. Die Zeiten aber, wie sie von Meyen[3])

1) Frank, l. c., p. 291.
2) Hauptfleisch, l. c., p. 195.
3) Meyen, l. c., p. 234.

und Jürgensen[1]) für *Vallisneria* angegeben worden sind (ersterer gab sie bis zu 30, letzterer sogar bis zu 60 Min. an), habe ich niemals constatiren können. Für *Elodea* und *Hydrocharis* betrug die Reactionszeit 2—3 Min. im Sommer bei ca. 19° C. Die Gesetzmässigkeit in der Lage der Strombahn ist bekannt: Der Rotationsstrom verläuft immer in einer der Aussenfläche der Zelle parallelen Ebene. Besteht nun aber auch in der Rotationsrichtung benachbarter Zellen eine bestimmte Gesetzmässigkeit? Das ist durchaus nicht der Fall. Sowohl zwei nebeneinander als auch zwei hintereinander liegende Zellen können gleichgerichtete wie entgegenläufige Plasmaströmung aufweisen[2]). Die Richtung der Strombahn bleibt in der Zelle nicht immer constant. Wenigstens habe ich darüber an *Elodea*-Blättern Beobachtungen gemacht. So sah ich wiederholt, dass sich das erst lebhaft rotirende Plasma an einem Punkte anhäufte. Es trat für einige Zeit Stillstand ein, um dann allmählich wieder in der entgegengesetzten Richtung weiter zu strömen.

Pflanzt sich der Reiz in allen Zellzügen mit der gleichen Geschwindigkeit fort?

Man kann wohl annehmen, dass sich der Reiz in einem homogenen Gewebe, d. h. in einem solchen, das aus gleichgestalteten Zellen zusammengesetzt ist, mit einer gleichmässigen Geschwindigkeit nach allen Richtungen von der Wundstelle aus fortpflanzen wird. Interessant war es nun zu ermitteln, ob bei aus ungleichartigen Zellen bestehenden Gewebecomplexen, wie sie in meinen Versuchsobjecten vorlagen, ein Unterschied in der Geschwindigkeit der Reiz-



Angabe[1]). Für *Vallisneria spiralis* deutete nur Hauptfleisch[2]) eine ungleichmässige Fortleitung im Blatte an: Die Strömung tritt in gewissen Zellzügen ziemlich schnell auf.

Hatten sich die Angaben dieser genannten Autoren in der Hauptsache also nur auf die Blätter von *Elodea canadensis* erstreckt, so war es nun meine Aufgabe, ausser *Elodea* noch andere Pflanzen daraufhin zu untersuchen. Aus den Versuchen mit Blättern von *Vallisneria spiralis* und *Elodea canadensis* und *densa*, mit Stengeln von *Elodea* und Blattstielen von *Hydrocharis morsus ranae* ging mit Sicherheit hervor, dass der Reiz in den Leitbündelzellen mit grösserer Geschwindigkeit fortgeleitet wird.

Als Beispiele der schnelleren Reizfortpflanzung in den Leitbündelzellen mögen folgende Versuche dienen.

Von einer intacten *Elodea canadensis* schnitt ich ein 0,6 cm langes Blatt ab. Nach zwei Minuten zeigte sich an der Wundstelle Strömung, zuerst in der Mittelrippe, kurz darauf auch in den seitlichen Zellen. Nach 7 Minuten hatte sich der Reiz in der Mittelrippe bis zur Blattspitze fortgepflanzt, während zur gleichen Zeit die Zellen am Blattrande erst bis zu einer Entfernung von 0,2 cm Strömung aufwiesen. Die weitere Ausbreitung des Reizes ging nun hauptsächlich von den Zellen der Mittelrippe aus auf die zunächst gelegenen, dann auf die entfernteren Epidermiszellen über. Nach 24 Minuten hatte sich die Reizwirkung auf sämmtliche Zellen des Blattes ausgedehnt.

Weiter durchschnitt ich ein Blatt einer *Vallisneria* 4 cm unterhalb der Blattspitze. Nach 3 Minuten constatirte ich Strömung an der Verletzungsstelle. Nach 10 Minuten hatte sich der Reiz in der Mittelrippe bis in die Spitze verbreitet; nach 12 Minuten erreichte er in den beiden seitlichen Rippen die Blattspitze (die beiden äusseren Rippen kommen wegen ihrer rudimentären Beschaffenheit nicht in Betracht), während erst nach 26 Minuten sämmtliche Mesophyllzellen Strömung zeigten, und zwar verbreitete sich hauptsächlich von den Rippen aus der Reiz auf die Mesophyllzellen. Aus diesem Versuche geht noch hervor, dass selbst in den Rippen ein Unterschied in der Schnelligkeit der Reizleitung besteht. Die Mittelrippe zeichnet sich vor den anderen durch die grössere Geschwindigkeit der Reizfortpflanzung aus.

---

1) Prillieux, l. c., p. 750; Keller, l. c., p. 17; Hauptfleisch, l. c., p. 194.
2) Hauptfleisch, l. c., p. 196.

Erwähnt sei noch, dass an den Wurzeln von *Vallisneria*, die aber intact immer in einzelnen Zellen Strömung zeigten, trotzdem beobachtet werden konnte, dass die Reizleitung schneller in den Gefässbündelzellen vor sich ging als in den Epidermiszellen.

Hatte man an *Elodea*- und *Vallisneria*-Blättern die Reizleitung in den Leitbündeln direct, ohne weitere Verletzung, beobachten können, so war das bei den Stengeln von *Elodea* und den Blattstielen von *Hydrocharis* nicht möglich. Nur aus Schnitten konnte ich feststellen, dass der Reiz zuerst Strömung in den Leitbündelzellen auslöst. Bei *Hydrocharis* gelang mir der Nachweis durch folgenden Versuch: Ich durchschnitt einen Blattstiel einer intacten Pflanze. Nach einer Stunde hatte sich die Reizströmung auf alle Epidermiszellen des verletzten Stieles ausgedehnt, nicht auf die des benachbarten Stieles. Fertigte ich jedoch von letzterem einen Längsschnitt an, so zeigten die Leitbündelzellen dieses Schnittes sofort lebhafte Strömung, während in den Zellen des Parenchyms und der Epidermis erst nach einigen Minuten Strömung auftrat.

Wie weit setzt sich der Reiz fort?

Ueber diesen Punkt herrschte bisher noch keine klare Vorstellung. Die Untersuchungen waren nur an *Elodea canadensis* ausgeführt worden. So gab Frank[1]) an, dass sich der Reiz nicht weit im Spross fortsetzt. Von einem intacten Stengel schnitt er ein Blatt ab. Zeigten die Zellen dieses Blattes sämmtlich Rotationsströmung, so fand er in anderen Blättern des Stengels, wenn sie jetzt abgeschnitten und sofort untersucht wurden, die Zellen alle in normalem Zustande. Keller[2]) schrieb den Umstand, dass sich der Reiz nicht weit im Spross fortsetzt, der lebenskräftigen Beschaffenheit des verletzten Blattes zu. Hauptfleisch[3]) kommt dem Ziele schon etwas näher. Er giebt an, dass sich die durch Abtrennung eines Blattes bewirkte Reizströmung zuweilen bis in die Spitze des Sprosses fortsetzt. Dies schreibt er Factoren zu, „die wir zur Zeit noch nicht beherrschen". Und darin hatte er nicht Unrecht. Ihm war noch nicht die Rolle bekannt, die die Leitbündel hierbei spielen. Aus den Versuchen ergaben sich die folgenden Thatsachen. Ver-

1) Frank, l. c., p. 237.
2) Keller, l. c., p. 18.
3) Hauptfleisch, l. c., p. 194.

letzte ich die Leitbündel durch einen Schnitt oder Stich, so bewirkte diese Verletzung, dass sich der Reiz in den Zellen der Leitbündel immer durch sämmtliche Theile der Pflanze fortsetzte. Hingegen war die Reizausbreitung auf eine gewisse Strecke begrenzt, wenn ich keine Leitbündelzelle bei der Verletzung traf.

Zum Beweise dieser Angaben führe ich folgende Versuche an. Eine intacte *Vallisneria* verletzte ich durch Abschneiden einer Blattspitze (es liegt also hier ein Zerschneiden der Blattrippen vor). Der Reiz setzte sich allmählich nach der Blattbasis zu, schneller in den Rippen, langsamer im Parenchym fort. Die Strömung erstreckte sich schliesslich auf alle Parenchymzellen des verletzten Blattes. Die Chlorophyllkörner der Epidermiszellen gingen in die Apostrophe über. Der Reiz griff dann auch auf sämmtliche Blätter und Wurzeln über. Er war aber nur noch in den Leitbündelzellen wahrzunehmen; Parenchym und Epidermis hatten normales Aussehen. Oder ich schnitt eine Wurzelspitze ab. Auch hier dasselbe Ergebniss. Die Reizströmung war in den Leitbündelzellen sämmtlicher Blätter und Wurzeln wahrzunehmen.

Dasselbe konnte ich auch an *Elodea* constatiren. Verletzte ich irgendwo die Leitbündelzellen, war es am Blatte, am Stengel oder an der Wurzel, durch Schnitt oder Stich, so beobachtete ich, dass in allen Zellen der Leitbündel des ganzen Sprosses Strömung ausgelöst wurde. Auch in den Epidermiszellen des ganzen Stengels zeigte sich Strömung.

Bei *Hydrocharis* liess sich nicht so leicht die Ausbreitung des Reizes untersuchen, da ohne Zerschneiden des Blattstieles die Leitbündelzellen nicht zu erkennen sind. Ich konnte also nur direct die Fortpflanzung in den Epidermiszellen wahrnehmen. Verletzte ich nun die Leitbündel eines Stieles durch Schnitt oder Stich, so zeigte sich Strömung in allen Epidermiszellen desselben. Die Epidermis des Nachbarstieles wies normales Verhalten auf. Fertigte ich mir von diesem Stiele einen Längsschnitt an, so zeigte sich in den Leitbündelzellen sofort Strömung, während das Plasma in den Epidermis- und Parenchymzellen erst nach einigen Minuten in Bewegung gerieth. Also steht auch hier fest, dass Verletzung der Leitbündelzellen einen Reiz bedingt, der sich in diesen Zellen durch die ganze Pflanze hindurch fortpflanzt.

Eine begrenzte Ausdehnung des Reizerfolges erreichte ich, wenn die Verletzung die Leitbündelzellen nicht traf. Ein bestimmtes Maass für die Ausdehnung anzugeben, ist bei der individuellen

Verschiedenheit der Pflanzen nicht möglich. Ein Beispiel der begrenzten Reizausbreitung giebt Hauptfleisch[1]) für *Vallisneria* an, ohne die Ursache dieser beschränkten Ausdehnung zu erklären. Er verletzte ein 15 cm langes Blatt einer intacten Pflanze durch einen Nadelstich. Die Strömung setzte sich spitzenwärts 1,1 cm, basalwärts 3,8 cm fort. Meine Versuche an *Vallisneria* führten zu denselben Resultaten. Bei einem 12,5 cm langen Blatte einer intacten *Vallisneria* hatte ein leichter Nadelstich, durch den die Rippen nicht verletzt wurden, zur Folge, dass sich der Strömungsreiz spitzenwärts 1,6 cm, basalwärts beinahe 5 cm ausbreitete. Bei einem 8,5 cm langen Blatt einer anderen *Vallisneria* wurde Strömung spitzenwärts bis 0,5 cm, basalwärts bis 4 cm ausgelöst. Die Beobachtung wurde in der Mittelrippe ausgeführt, da hier die Fortpflanzung des Reizes am ehesten und weitesten wahrzunehmen war.

Folgender Versuch möge die Ausbreitung des Reizes im Parenchym veranschaulichen. Ein 12 cm langes Blatt einer intacten *Vallisneria* wurde durch einen leichten Nadelstich links von der Mittelrippe verletzt. Die Beobachtung nach drei Stunden ergab folgendes Bild. Der Reiz hatte sich spitzenwärts am weitesten in der Mittelrippe (1,2 cm), weniger weit in den seitlichen Rippen fortgesetzt. In den Parenchymzellen hatte sich der Reiz desto weniger weit ausgedehnt, je weiter diese Zellen von den Rippen ablagen. Die geringste Reizausdehnung war also in der Mitte zwischen zwei Rippen zu constatiren: sie betrug in diesem Falle 0,7 cm. Nebenbei sei noch bemerkt, dass ich durch Bestreichen der Epidermis eines *Vallisneria*-Blattes mit einem Pinsel eine begrenzte Reizausdehnung erzielte.

Elodea canadensis und *densa* waren für diese Versuche nicht so gut geeignet. Dennoch konnte ich auch hier wieder die gleichen Resultate wie bei *Vallisneria* constatiren. So verletzte ich z. B. durch einen Nadelstich das Blatt einer *Elodea canadensis* neben der Mittelrippe. Die Beobachtung der Mittelrippen der benachbarten Blätter ergab, dass sich die Strömung im Spross aufwärts bis in den zweiten Blattquirl, abwärts bis in den fünften Blattquirl ausgedehnt hatte. Von den Epidermiszellen zeigten nur die des verletzten Blattes Strömung. Die Entfernung zwischen den einzelnen Blattquirlen betrug 0,5 cm; also betrug die zurückgelegte Strecke aufwärts 1 cm, abwärts 2,5 cm.

1) Hauptfleisch, l. c., p. 196.

Bei dem Blattstiel von *Hydrocharis* konnte ich nur die Reizausdehnung in den Epidermiszellen verfolgen, in Wirklichkeit wird sich der Reiz wohl in den Leitbündelzellen einige mm weiter fortgepflanzt haben. Durch einen Nadelstich verletzte ich die Epidermis eines Blattstieles, der 7 cm lang war. Die Reizwirkung erstreckte sich aufwärts bis 0,6 cm, abwärts bis 1,5 cm.

Aus allen diesen Versuchen lässt sich auch die wichtige Thatsache ableiten, dass der begrenzte Reiz sich immer basalwärts bedeutend weiter fortsetzt als spitzenwärts. Interessant wäre es gewesen, wenn ich dies auch für die Wurzeln von *Vallisneria* hätte nachweisen können. Aber die Resultate wären zu unsicher gewesen, da doch Zellen der Epidermis wie des Gefässbündels vereinzelt in intactem Zustande Strömung zeigten.

Wie schnell pflanzt sich der Reiz fort?

Ein bestimmtes Maass für die Schnelligkeit der Reizfortpflanzung lässt sich nicht angeben. Zunächst waren individuelle Verschiedenheiten bei den verschiedenen Pflanzen nicht zu verkennen. Wenn man von einer grösseren Anzahl von Individuen bestimmter Pflanzen, z. B. *Vallisneria*, gleichlange Blätter abtrennte, so fand man, dass sie sich nicht alle gleich verhielten hinsichtlich der Geschwindigkeit, mit der sich der Reiz fortpflanzte. Die einen wurden vom Reize schneller, die anderen langsamer durchlaufen, trotzdem dass der Reiz in allen Blättern die gleiche Strecke zurückzulegen hatte. Abgesehen von diesen individuellen Verschiedenheiten machten sich noch andere Einflüsse geltend.

Erstens wirkte auf die Schnelligkeit der Reizfortpflanzung das Alter der Versuchsobjecte ein. Junge, lebenskräftige Pflanzen setzten den traumatischen Eingriffen einen grösseren Widerstand entgegen. Aeltere Pflanzen hingegen zeigten sich für solche Eingriffe empfänglicher; sie reagirten viel schneller.

Weiter machten sich noch äussere Einflüsse geltend: das Licht und die Temperatur des umgebenden Mediums. Ich habe schon auf die Reizwirkung des intensiven Lichtes aufmerksam gemacht. Um diese Reizwirkung zu vermeiden, durfte ich nur in gedämpftem Lichte untersuchen. Ich fand, dass, je gedämpfter das Licht war, desto schwächer der Einfluss auf die Schnelligkeit der Reizfortleitung wurde. In der Dunkelheit wurde die geringste Schnelligkeit aus-

gelöst. Auch die Temperatur spielte bei der Reizfortpflanzung eine wichtige Rolle. Hier waren zwei Fälle auseinander zu halten: der Einfluss einer constanten Temperatur und der einer Temperaturschwankung. Letzterer kam hier nicht in Betracht, da er an und für sich schon als Reiz wirken, also Strömung hervorrufen konnte. Meine Beobachtungen über den Einfluss verschiedener constanter Temperaturen erstreckten sich in der Hauptsache auf *Vallisneria spiralis*. Beim Vergleiche der Versuche, die im Sommer bei ca. 23° C. und im Winter bei 12° C. ausgeführt worden waren, konnte man gleich einen bedeutenden Unterschied in der Dauer der Reactionszeit ersehen. Im ersten Falle betrug die Reactionszeit 2 Minuten. im letzten 10 Minuten. Je mehr also die Temperatur des umgebenden Mediums sank, desto langsamer reagirte das Protoplasma auf den mechanischen Eingriff. Schon Meyen hatte über diesen Punkt Angaben gemacht[1]). Auch er hatte festgestellt, dass das Auftreten der Strömung nach Anfertigung des Schnittes bei *Vallisneria* um so schneller erfolgt, je wärmer das umgebende Medium ist. Im Sommer beobachtete er sofort nach der Präparation Strömung, im Winter dagegen dauerte es oft ¼, ja ½ Stunde, ehe Strömung auftrat. Keller[2]) gab die Reactionszeit für *Elodea canadensis* auf 5—15 Minuten an. Diese Untersuchungen sind wahrscheinlich meist im Winter ausgeführt worden. Meine Beobachtungen, die sich nur auf den Sommer erstrecken, ergaben bei ca. 20° C. eine Reactionszeit von 2,5 Minuten.

Auch für die Fortpflanzung des Reizes selbst ist die beschleunigende Wirkung eines höheren Temperaturgrades nicht zu verkennen. Als Beleg dafür seien zwei Versuche angeführt. Sie wurden beide an fast gleich langen Blättern zweier *Vallisneria*-Pflanzen ausgeführt, der eine bei 12°, der andere bei 21° C. Beide Blätter waren durch einen Nadelstich in der Mittelrippe verletzt worden. Im ersten Falle trat nach 10 Minuten Strömung auf; nach 52 Minuten hatte sich der Reiz 12 cm weit nach der Spitze zu fortgesetzt. Im anderen Falle hingegen betrug die Reactionszeit 3 Minuten, und schon nach 28 Minuten hatte der Reiz spitzenwärts die Strecke von 12 cm durchlaufen. Doch dürfte diese Verschiedenheit in der Schnelligkeit der Reizfortpflanzung nicht ganz allein auf Rechnung der verschiedenen Wassertemperaturen zu setzen

1) Meyen, l. c., p. 234.
2) Keller, l. c., p. 18.

sein, sondern auch die individuellen Verschiedenheiten und das verschiedene Alter der Pflanzen könnten einen, wenn auch kleinen Theil dazu beigetragen haben.

Einen bedeutenden Einfluss auf die Geschwindigkeit der Reizfortpflanzung hatte die Stärke der Verletzung. Die Art der Verletzung bestand darin, dass ich die Versuchspflanzen entweder durch einen Nadelstich oder durch einen Schnitt mit einem scharfen Messer verwundete. Es ist augenscheinlich, dass die schwerere Verwundung die Schnittverletzung ist. Aus den Versuchen lässt sich ersehen, dass, je schwerer die Verletzung ist, desto rascher die Fortleitung des Reizes bewirkt wird. In der Reactionszeit konnte ich bei Schnitt- und Stichverletzung keinen Unterschied constatiren, im Gegensatze zu Jürgensen[1]), der ihre Dauer als abhängig von der Grösse des mechanischen Eingriffs angab. Für die Schnelligkeit der Reizleitung war jedoch die Verletzungsart nicht allein ausschlaggebend. Es trat vielmehr noch ein anderer Umstand hinzu. Im vorhergehenden Abschnitte hatte ich gezeigt, dass durch Schnitt- und Stichverletzung der Leitbündelzellen ein Reiz ausgelöst wurde, der sich mit grosser Geschwindigkeit in diesen Zellen fortpflanzte, während ohne Verwundung dieser Zellen eine Stich- und Schnittverletzung einen Reiz bewirkte, der sich nur langsam auf eine kurze Strecke fortpflanzte. Berücksichtigte man diesen Umstand, so waren vier Fälle der Verletzung möglich:

1. Schnittverletzung mit Durchtrennung der Leitbündel,
2. Stichverletzung mit Verletzung von Leitbündelzellen,
3. Schnittverletzung ohne Verletzung der Leitbündel,
4. Stichverletzung ohne Verletzung der Leitbündel.

Die Wirkungsweise dieser vier Fälle soll nun im folgenden besprochen werden.

1. Die Schnittverletzung mit gleichzeitiger Durchtrennung der Leitbündel stellte den stärksten mechanischen Eingriff dar. Er bewirkte auch demgemäss die grösste Schnelligkeit in der Reizfortpflanzung. Aus den folgenden Versuchen und den dazugehörigen Curven lässt sich ersehen, dass sich der Reiz mit steigender Entfernung von der Wundstelle mit immer grösserer Schnelligkeit fortpflanzte.

Bevor ich die Versuche anführe, will ich erst noch folgende Bemerkungen einschalten. Die Beobachtungen wurden bei *Vallisneria*-Blättern in der Mittelrippe, bei *Hydrocharis* nur in der

1) Jürgensen, l. c., p. 88.

Epidermis des Blattstieles ausgeführt. Hätte ich mir bei *Vallisneria*-Blättern die Beobachtungspunkte im Parenchym gewählt, würde ich die gleichen Verhältnisse gefunden haben; nur würde sich der Reiz im Gegensatz zu den Beobachtungen in der Mittelrippe hier bedeutend langsamer fortgesetzt haben. Die Untersuchung bei *Elodea* gestaltete sich schwieriger. Konnte ich bei *Vallisneria* und *Hydrocharis* ohne Unterbrechung beobachten, so vermochte ich bei *Elodea* die Fortpflanzung des Reizes nur von Blatt zu Blatt in der Mittelrippe zu constatiren oder in der Epidermis der Internodien des Stengels. Verfolgte ich die Reizleitung von Blatt zu Blatt, so wählte ich mir als Beobachtungspunkt die Mittelrippe in der Mitte des Blattes. Also war zur Länge des zurückgelegten Weges im Stengel noch die Hälfte der Blattlänge hinzuzuzählen, um die Weglänge zu erhalten. Nun zu den Versuchen:

a) Ein 12 cm langes Blatt einer *Vallisneria* wurde bei einer Wassertemperatur von 15° C. an seiner Basis abgeschnitten. Nach 8 Minuten trat an der Verletzungsstelle Strömung auf (siehe nebenstehende Curve K_1).

Nach	18	Min.	3	cm	Strömung	aufwärts	im	Blatte,
„	23	„	6	„	„	„	„	„
„	26	„	9	„	„	„	„	„
„	28	„	12	„	„	„	„	„

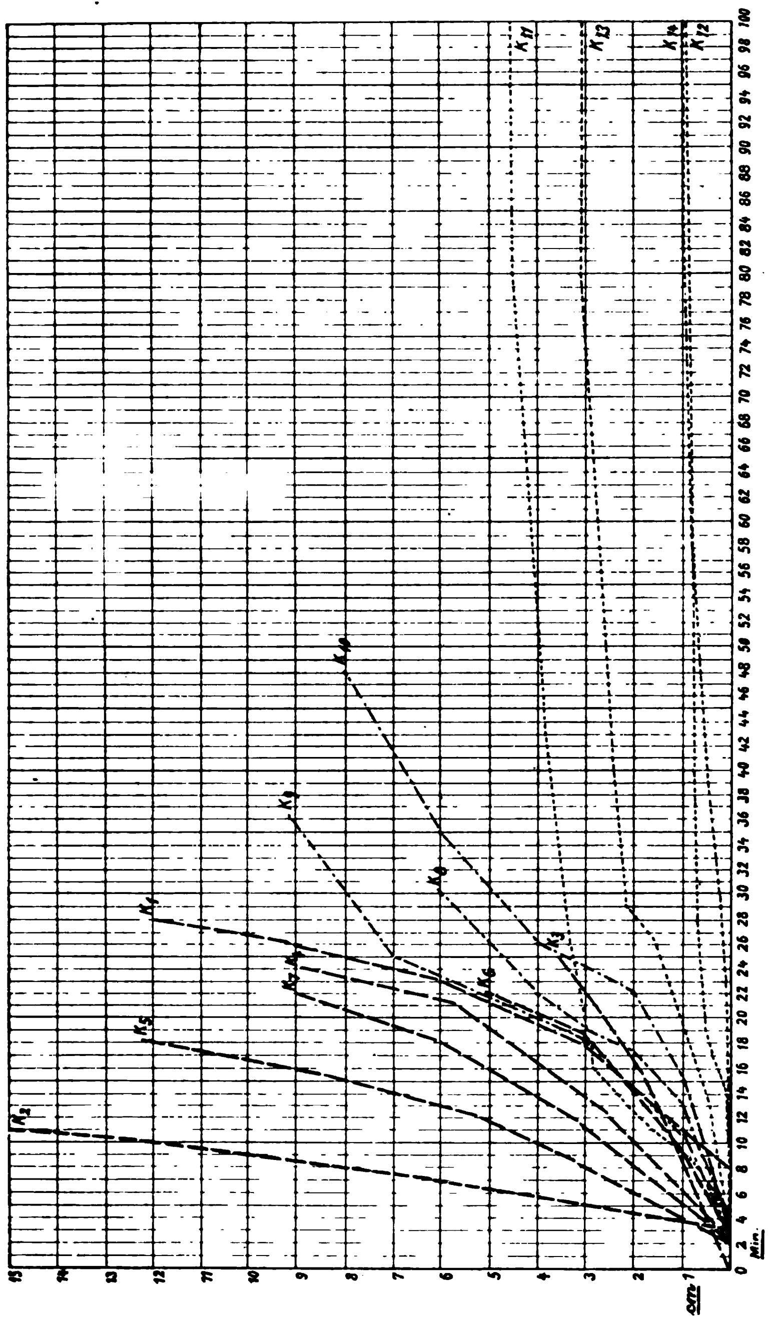
Ferner schnitt ich von einem 21 cm langen *Vallisneria*-Blatt bei 23° C. die Blattspitze ab. Die Reactionszeit betrug 3 Minuten.

Nach	7	Min.	6	cm	Strömung	abwärts	im	Blatte,
„	10	„	12	„	„	„	„	„
„	12	„	18	„	„	„	„	„
„	18	„	12	„	„	aufwärts	im	Nachbarblatt,
„	30	„	16	„	„	„	„	„

Aus diesem Versuche (K_2) ist klar zu ersehen, dass die Reizfortpflanzung nicht im verletzten Blatte das Maximum ihrer Geschwindigkeit erreichte, sondern erst im Nachbarblatte.

Auch Hauptfleisch[1]) fand in einem Versuche eine sich beschleunigende Fortpflanzung der Reizströmung (K_3), Von einem 45 mm langen Blatte einer *Vallisneria* schnitt er 35 mm ab. Die Reactionszeit ist aber nicht angegeben.

1) Hauptfleisch, l. c., p. 196.



Auf der Ordinatenachse ist der Weg eingetragen, den der Strömungsreiz zurücklegt, auf der Abscissenachse die Zeit, die der Reiz gebraucht, um eine gewisse Strecke zu durchlaufen.

— — — — — bezieht sich auf Schnittverletzung mit Durchtrennung der Leitbündel (K_1—K_7),

—•—•—•— „ „ „ Stichverletzung mit Verletzung von Leitbündelzellen (K_8—K_{10}),

··········· „ „ „ Schnitt- u. Stichverletzg. ohne Verletzg. d. Leitbündel (K_{11}—K_{14}).

Nach	15	Min.	18	mm	Strömung	aufwärts	im	Blatte,
„	20	„	25	„	„	„	„	„
„	25	„	35	„	„	„	„	„

b) Auch bei *Elodea* ergab ein Durchschneiden des Stengels oder eines Blattes dasselbe Resultat wie bei *Vallisneria*. Bei diesen Versuchen ist die Reactionszeit von 2—3 Minuten noch abzurechnen. Bei 19° C. durchschnitt ich einen Stengel von *Elodea canadensis*, der 8,9 cm lang war und 0,6 cm lange Blätter hatte (K_4).

Nach	12	Min.	2,5	cm	Strömg.	aufw.	(2,2 + 0,3 cm),	4.	Blattquirl,
„	17	„	4,2	„	„	„	(3,9 + 0,3 cm),	8.	„
„	21	„	5,8	„	„	„	(5,5 + 0,3 cm),	12.	„
„	24	„	8,9	„	„	„	(8,9 cm, Spitze),	20.	„

Weiter wurde ein Stengel von *Elodea densa* von 14 cm Länge und mit 1,6 cm langen Blättern bei 18,5° C. an der Spitze durchschnitten (K_5). Nach 2 Minuten trat Strömung auf.

Nach	8	Min.	3,0	cm	Strömung	abwärts,	3.	Blattquirl,
„	12	„	5,2	„	„	„	9.	„
„	15	„	8,0	„	„	„	13.	„
„	18	„	12,2	„	„	„	19.	„

c) Bei *Hydrocharis* konnte ich nur die Epidermiszellen beobachten. Trotzdem zeigten diese Versuche, dass die Schnelligkeit im verletzten Stiele nicht abnahm. Einen Blattstiel, der 5 cm lang war, schnitt ich bei 21,5° C. an seiner Basis ab (K_6).

Nach	2,5	Min.	Strömung	an der Wundfläche,				
„	9,5	„	„	1	cm	aufw.	im	Stiel,
„	14,5	„	„	2	„	„	„	„
„	18,5	„	„	3	„	„	„	„
„	20,5	„	„	4	„	„	„	„
„	22,0	„	„	5	„	„	(Blattansatz).	

Oder ich schnitt von einem *Hydrocharis*-Blattstiel das Blatt ab (K_7). Der Stiel war 9 cm lang; die Wassertemperatur betrug 23° C.

Nach	2	Min.	an der Wundfläche					Strömung,
„	11	„	3	cm	abw.	im	Stiel	„
„	18	„	6	„	„	„	„	„
„	22	„	9	„	„	„	„	„

2. Durch die Stichverletzung mit gleichzeitiger Verletzung von Leitbündeln wurde ein Reiz hervorgerufen, der sich noch mit ziemlich grosser Geschwindigkeit durch die ganze Pflanze fortsetzte.

Ein wesentlicher Unterschied von der vorher besprochenen Verletzung zeigte sich jedoch. Hatte sich im vorigen Falle der Reiz mit steigender Entfernung immer rascher fortgepflanzt, so erreichte er in diesem Falle schon im verletzten Theile das Maximum seiner Geschwindigkeit. Auch hier seien für die drei Versuchspflanzen die Resultate angeführt.

a) Ein 10 cm langes *Vallisneria*-Blatt wurde bei 19° C. durch einen Nadelstich in der Mittelrippe verletzt (K_8).

Nach	4 Min.	an der Wundstelle	Strömung
„	13 „	1 cm aufw. im Blatte	„
„	17 „	2 „ „ „ „	„
„	19 „	3 „ „ „ „	„
„	22 „	4 „ „ „ „	„
„	30 „	6 „ „ „ „	„

b) An einem 10,5 cm langen Stengel von *Elodea canadensis* mit 0,8 cm langen Blättern wurden bei 19° C. durch einen Nadelstich Leitbündelzellen verletzt (K_9).

Nach	10 Min.	0,9 cm	Ström.	aufw.,	1. Blattquirl,
„	18 „	2,9 „	„	„	3. „
„	21 „	4,9 „	„	„	5. „
„	25 „	7,0 „	„	„	8. „
„	36 „	9,1 „	„	„	12. „

c) Von einer *Hydrocharis* wurde ein 9 cm langer Blattstiel durch einen tiefgehenden Nadelstich verletzt (K_{10}). Die Wassertemperatur betrug 20,5° C.

Nach	3 Min.	an der Wundstelle	Strömung,
„	15 „	1 cm abw. im Stiel	„
„	22 „	2 „ „ „ „	„
„	26 „	4 „ „ „ „	„
„	35 „	6 „ „ „ „	„
„	48 „	8 „ „ „ „	„

3. Fall 3 und 4 möchte ich zusammen behandeln, da beide sich in ihrer Wirkungsweise nur unwesentlich unterscheiden. Wurden durch eine Schnitt- oder Stichverletzung Leitbündelzellen nicht getroffen, so wurde dadurch die geringste Schnelligkeit in der Reizfortpflanzung ausgeläst. Je kleiner die Verletzung war, desto langsamer setzte sich der Reiz fort. Deshalb wird die Schnittverletzung eine etwas schnellere Reizausdehnung bewirken, die Stichverletzung eine langsamere. Aber immer war die Reiz-

ausbreitung auf einige Centimeter begrenzt. Der durch die Strömung angezeigte Reizerfolg erreichte bald das Maximum seiner Geschwindigkeit und pflanzte sich dann nur ganz langsam bis zu seinem schliesslichen Stillstand mit abnehmender Geschwindigkeit fort. Aus den folgenden Versuchen lassen sich die Geschwindigkeitsverhältnisse erkennen.

a) Das 12,5 cm lange Blatt einer *Vallisneria* wurde bei 22° C. durch einen leichten Schnitt im Parenchym verletzt (K_{11}).

Nach	2	Min.	an der	Wundstelle		Strömung,
„	6	„	0,3	cm	abwärts	„
„	9	„	0,9	„	„	„
„	11	„	1,5	„	„	„
„	13	„	2,1	„	„	„
„	16	„	2,7	„	„	„
„	26	„	3,3	„	„	„
„	43	„	3,9	„	„	„
„	80	„	4,5	„	„	„
„	140	„	5,0	„	„	keine Strömung.

Weiter wurde ein 8,5 cm langes Blatt einer *Vallisneria* bei 22° C. durch einen Nadelstich verletzt, ohne dass dadurch Leitbündelzellen getroffen wurden (K_{12}).

Nach	2	Min.	an der	Wundstelle		Strömung,
„	9	„	0,1	cm	aufwärts	„
„	14	„	0,2	„	„	„
„	16	„	0,3	„	„	„
„	17	„	0,4	„	„	„
„	19	„	0,5	„	„	„
„	22	„	0,6	„	„	„
„	28	„	0,7	„	„	„
„	40	„	0,8	„	„	„
„	67	„	0,9	„	„	„
„	108	„	1,0	„	„	„
„	180	„	1,1	„	„	keine Strömung.

b) Von einer *Elodea canadensis* wurde durch einen Nadelstich nur die Epidermis eines Blattes in ca. der Hälfte des Blattes ver- (K_{13}). Der Stengel war 12 cm lang und hatte 0,6 cm lange ...er. Die Wassertemperatur betrug 19,5° C.

Nach	13	Min.	0,6	cm	Strömung abwärts,	1.	Blattquirl,
„	26	„	1,6	„	„ „	3.	„

Nach	29	Min.	2,1	cm	Strömung	abwärts,	4.	Blattquirl,
„	41	„	2,6	„	„	„	5.	„
„	80	„	3,1	„	„	„	6.	„
„	160	„	3,6	„	keine Ström.	„	7.	„

c) Ein 5 cm langer Blattstiel von *Hydrocharis* wurde bei 19,5 ° C. oberflächlich durch einen Nadelstich verletzt (K_{14}).

Nach	3	Min.	an der Wundstelle					Strömung,
„	23	„	0,2	cm	abw.	im	Stiel	„
„	32	„	0,4	„	„	„	„	„
„	39	„	0,6	„	„	„	„	„
„	57	„	0,8	„	„	„	„	„
„	87	„	1,0	„	„	„	„	„
„	160	„	1,2	„	„	„	„	keine Strömung.

In den bisher angeführten Versuchen war in Bezug auf die Richtung der Reizfortpflanzung, ob sie basipetal oder acropetal sich ausbreitete, noch kein Unterschied gemacht worden. Es drängt sich nun die Frage auf: Unterscheidet sich die Schnelligkeit der Reizfortleitung in acropetaler Richtung von der in basipetaler?

Zur Lösung dieser Frage standen mir zwei Wege offen. Der erste war der, dass ich die Objecte durch Nadelstiche leicht verletzte, um eine möglichst langsame Reizleitung zu erzielen. Als feststehende Beobachtungspunkte wählte ich nun zwei gleichweit von der Verwundungsstelle entfernte Punkte, den einen spitzenwärts, den andern basalwärts. So konnte ich genau feststellen, an welchem von beiden Punkten zuerst Strömung wahrnehmbar war.

Die Versuche seien hier gleich angeführt. Ein 21 cm langes Blatt einer *Vallisneria* wurde durch einen Nadelstich verletzt, ohne jedoch Leitbündelzellen zu treffen. Der Reiz hatte sich in 48 Minuten basalwärts 1 cm weit fortgesetzt, während er spitzenwärts erst nach 61 Minuten denselben Weg zurückgelegt hatte. Ferner wurde ein 3 cm langer Blattstiel von *Hydrocharis* angestochen: Nach 39 Minuten zeigten die Zellen der Epidermis 0,5 cm abwärts und nach 53 Minuten ebenso weit aufwärts Strömung. Für *Elodea canadensis* fand ich auch dieselben Resultate, wenn auch die beiden Beobachtungspunkte nicht ganz gleichweit von der Wundstelle entfernt waren. So zeigte sich, dass sich der Reiz in einem 14 cm langen *Elodea*-Stengel, von dem ein Blatt durch einen Nadelstich in der Mittelrippe verletzt worden war, nach 33 Minuten bis zum 8. Blattquirl (= 4,3 cm) basipetal, nach 42 Minuten bis zum 8. Blattquirl (= 3,9 cm) acropetal fortgesetzt hatte.

Auf die zweite Versuchsanstellung war nicht so viel Werth zu legen. Denn das Loslösen von Zellen aus dem normalen Gewebeverbande wird schliesslich andere Verhältnisse in der Reizleitung bedingen. Dieser Weg sollte vielmehr zur Bestätigung der vorhergehenden Versuche dienen. Von einem *Vallisneria*-Blatt schnitt ich die Blattspitze oder von einem *Hydrocharis*-Blattstiel das Blatt ab und beobachtete die Zeit, die der Reiz gebrauchte, um in basipetaler Richtung den Weg von der Wundstelle bis zur Basis zurückzulegen. Nach einigen Tagen, sobald sämmtliche Zellen wieder normales Verhalten zeigten, durchschnitt ich die Objecte an ihrer Basis unter den gleichen Verhältnissen wie vorher (gleiche Temperatur u. s. w.). Auf diese Weise konnte ich nun die Reizleitung auf derselben Strecke wie vorher, aber in umgekehrter, acropetaler Richtung beobachten.

So durchschnitt ich die Blattspitze eines *Vallisneria*-Blattes. Nach 22 Minuten war der Reiz bis zur Basis des Blattes vorgedrungen; die durchlaufene Strecke betrug 12 cm. Nach 5 Tagen, als der Reiz wieder ausgeklungen war, durchschnitt ich die Blattbasis. Der Reiz legte die Strecke von 12 cm spitzenwärts in 27 Minuten zurück. An einem seines Blattes beraubten Blattstiele von *Hydrocharis* zeigte sich nach 18 Minuten Strömung 8 cm unterhalb der Verletzungsstelle. Als nach 3 Tagen das Verhalten der Zellen wieder ein normales war, durchschnitt ich den Stiel an seiner Basis. Nach 25 Minuten hatte sich der Reiz 8 cm in acropetaler Richtung fortgepflanzt.

Aus allen diesen Versuchen geht also klar hervor, dass ein Unterschied vorhanden ist. Die Reizfortpflanzung geht immer in basipetaler Richtung mit grösserer Geschwindigkeit vor sich als in acropetaler Richtung.

Hatte ich bisher ausschliesslich nur von der Ausbreitung des Reizes in longitudinaler Richtung gesprochen, so soll jetzt der Untersuchung der transversalen Ausbreitung näher getreten werden. Die Beobachtungen wurden nur an *Vallisneria*-Blättern ausgeführt. Die Untersuchung war ziemlich schwierig wegen der geringen Entfernungen, auf die die Beobachtung sich richten konnte. Die untersuchten Blätter waren höchstens 1 cm breit, und, verletzte man die Mittelrippe, so konnte man transversal nur 5 mm ununterbrochen beobachten. Auch hier waren leichte Stichverletzungen am Platze, um eine möglichst langsame Reizausbreitung zu erzielen. Zwei Versuche sollen nur angeführt werden.

Ein *Vallisneria*-Blatt verletzte ich in der Mittelrippe durch einen Nadelstich. Reactionszeit: 3 Minuten.

Nach	14 Min.	zeigten	45 Zellreih.	= 3 mm	seitwärts Strömung.
„	16 „	„	25 „	= 7 „	abw. i. d. Rippe Ström.
„	17 „	„	18 „	= 5 „	aufw. i. d. Rippe Ström.

Ferner brachte ich einem *Vallisneria*-Blatte eine Stichverletzung neben der Mittelrippe bei. Nach 6 Minuten zeigten 31 Zellreihen = 2 mm seitwärts nach dem Blattrande zu Strömung.

Nach	7 Min.	16 Zellen	= 4 mm	abwärts neb. d. Rippe	Strömung,
„	11 „	31 „	= 8 „	„ „ „ „	„

Aus diesen Versuchen lässt sich wieder erkennen, dass der Reiz in der Mittelrippe schneller fortschreitet. In transversaler Richtung zeigt die Reizfortpflanzung eine bedeutende Verlangsamung. Dabei ist aber zu beobachten, dass bei der Fortpflanzung in transversaler Richtung zur Zurücklegung derselben Wegstrecke eine grössere Zahl von Zellwänden durchschritten werden muss. Ich muss jedoch dahingestellt lassen, ob allein hierdurch die Verzögerung der Fortpflanzung in transversaler Richtung bewirkt wird.

Wie lange hält der Reiz an?

Die Dauer der Reizwirkung hängt, wie die Schnelligkeit der Reizfortpflanzung, von verschiedenen Factoren ab.

Auch hier spielt das Alter der Versuchsobjecte eine Rolle. Diese erholten sich desto schneller von den schädigenden Eingriffen, je jünger sie waren. Aeltere Objecte konnten zuweilen den Reizerfolg nicht wieder eliminiren: sie zeigten in sämmtlichen Zellen bis zu ihrem Tode lebhafte Rotationsströmung. An *Elodea canadensis* wurde dies bereits von Keller[1]) constatirt.

Von den äusseren Einflüssen habe ich nur den des Lichtes beobachtet. Untersuchungen über den Reizrückgang bei verschiedenen constanten Temperaturen liegen mir nicht vor. Bei der Gegenüberstellung der Wirkungsweise des diffusen Lichtes und der Dunkelheit ergab sich kein wesentlicher Unterschied. An den dunkel gehaltenen Objecten konnte man ein etwas früheres Aufhören der Strömung feststellen. So zeigten von 14 abgeschnittenen *Vallisneria*-Blättern nach 4 Tagen im diffusen Lichte noch alle

1) Keller, l. c., p. 18.

Strömung in den Mesophyllzellen, während von 14 dunkelgehaltenen Blättern 6 noch Strömung, 8 keine Strömung aufwiesen.

Einen bedeutenden Einfluss auf die Dauer der Reizerscheinung übte die Grösse des mechanischen Eingriffs aus. Je schwerer die angebrachte Verletzung war, desto langsamer erholten sich die Objecte von dieser. Die stärkste Art der Verwundung wurde erzielt durch Abtrennen eines Stückes von der Pflanze. Ueber die Dauer der Reizwirkung an abgeschnittenen Stücken liegen schon verschiedene Beobachtungen vor. An abgeschnittenen *Elodea*-Blättern constatirte Frank[1]), dass die Rotationsströmung eine dauernde war. Keller[2]) und Hauptfleisch[3]) fanden, dass junge, lebenskräftige *Elodea*-Blätter sich von dem Eingriff erholen können (nach Keller schon nach ca. 24 Stunden). Doch dauerte meist die Strömung bis zum Tode an. Abgeschnittene *Vallisneria*-Blätter fand Hauptfleisch[4]) viel weniger empfindlich. Trotzdem, dass ein abgeschnittenes Blatt noch weiter zerschnitten wurde, trat nach einigen Tagen vollständige Ruhe ein. Diesen Beobachtungen standen auch einige gegenüber, wonach die Strömung erst mit dem Tode des Blattes zum Stillstand kam.

Meine Beobachtungen an abgeschnittenen *Elodea*-Blättern decken sich im wesentlichen mit denen Keller's und Hauptfleisch's. Die Rotationsströmung dauerte in den meisten Fällen bis zum Tode des Blattes an. So beobachtete ich an einigen Objecten vier Wochen lang lebhafte Strömung. Selten kam es vor, dass der Reiz überwunden wurde. Zum Beispiel konnte ich von ca. 45 beobachteten Präparaten nur an 4 Stück ein Aufhören der Strömung nach 8 Tagen feststellen.

An abgeschnittenen *Vallisneria*-Blättern konnte ich die Angaben Hauptfleisch's bestätigen. In den meisten Fällen hörte die Strömung nach einigen Tagen auf. Jüngere Objecte zeigten nach 3 Tagen, ältere nach 6 Tagen in allen Zellen wieder normales Verhalten. Wiederholt verletzte ich *Vallisneria*-Blätter bis 5 mal hintereinander; trotzdem trat immer Stillstand der Strömung ein. Doch kamen auch Fälle vor, in denen die Strömung bis zum Tode

1) Frank, l. c., p. 236.
2) Keller, l. c., p. 17.
3) Hauptfleisch, l. c., p. 194.
4) Ders., l. c., p. 196.

anhielt. Von *Hydrocharis*-Blattstielen ist zu sagen, dass sie meist 3—6 Tage nach dem Abschneiden wieder normale Verhältnisse aufweisen.

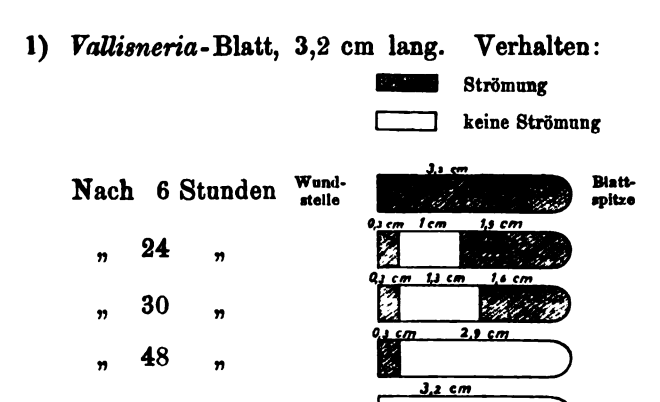
Auf die Pflanze selbst wirkte der mechanische Eingriff nicht in dem Maasse ein wie auf die losgelösten Stücke. Der Strömungsreiz wurde hier schneller überwunden. Die Schnittverletzung löste eine anhaltendere Strömung aus als die Stichverletzung. Die Wirkung der ersteren Verletzung hielt bei *Vallisneria, Elodea* und *Hydrocharis* 2—3 Tage an, während bei Stichverletzung die Strömung schon nach 1—2 Tagen aufhörte. Zuweilen aber kam es vor, dass bei *Elodea*, der eine Schnittwunde beigebracht worden war, die Strömung erst mit dem Tode zum Stillstande kam[1]). Es waren ältere Sprosse, die den traumatischen Reiz nicht mehr eliminiren konnten.

Wie gestaltet sich der Reizrückgang?

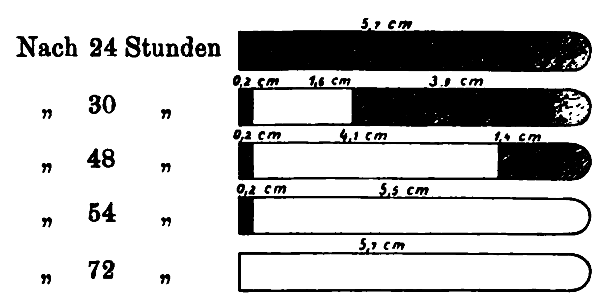
Die Versuche wurden in der Hauptsache an abgeschnittenen *Vallisneria*-Blättern angestellt, die lebenskräftig waren, um möglichst rasch den Reiz überwinden zu können. Individuelle Verschiedenheiten liessen sich auch hierbei nicht verkennen. Der Reizrückgang gestaltete sich folgendermassen: Untersuchte man nach 24—48 Stunden die Blätter, deren Mesophyllzellen nach der Verwundung alle Strömung aufgewiesen hatten, so konnte man schon einen Reizrückgang an einer ganz bestimmten Stelle wahrnehmen. Die Zellen direct an der Wundfläche zeigten lebhafte Rotationsströmung (2—10 mm), während auf diese eine Zone folgte, in der die Strömung aufgehört hatte. Uebereinstimmung mit diesem Verhalten wiesen die über dieser Zone gelegenen Epidermiszellen auf. In diesen hatten die Chlorophyllkörner ihre normale Stellung (die Epistrophe) wieder eingenommen. Die einige Stunden später ausgeführte Untersuchung ergab einen weiteren Rückgang des Reizes. Strömung zeigten nur noch die Zellen direct an der Wunde und die in der Blattspitze. Am längsten, bis zum Tode, verharrten im anormalen Zustand die an der Verletzungsstelle gelegenen Zellen. Folgende zwei Versuche mögen die Art des Rückganges illustriren.

1) Hauptfleisch, l. c., p. 194.

1) *Vallisneria*-Blatt, 3,2 cm lang. Verhalten:



2. *Vallisneria*-Blatt, 5,7 cm lang. Verhalten:



Die diesbezüglichen Beobachtungen an *Elodea*-Blättern waren schwierig; erstens wegen der geringen Grösse der Objecte, dann auch wegen des an diesen Blättern selten zu beobachtenden Reizrückganges. An einigen Blättern konnte ich aber feststellen, dass, abgesehen von den der Wunde direct anliegenden Zellen, die Zellen der Blattspitze am längsten Strömung zeigten.

Der Reizrückgang machte sich also in allen Fällen einige mm von der Wunde entfernt zuerst bemerkbar. Der Stillstand der Strömung war demnach in den Zellen zuerst zu constatiren, auf die der Reiz zuerst eingewirkt hatte. Eine Ausnahme machten die Zellen direct an der Wunde, die bis zu ihrem Tode Strömung zeigten.

Reizleitung in plasmolysirten Objecten.

Zur Entscheidung der Frage, ob auch in plasmolysirten Objecten eine Reizleitung stattfindet, war es nothwendig, sich erst ein Bild von der Wirksamkeit der wasserentziehenden Substanzen auf

die Plasmaströmung zu machen. In Bezug auf ihre Wirkung mussten diese Agentien eine Bedingung erfüllen. Sie durften nicht so kräftig wirken, dass die Plasmaströmung dadurch sistirt wurde. Sonst hätte ja der Reiz nach der Verletzung keine Strömung auslösen können. Unbrauchbar erwiesen sich Chlornatrium und Chlorammonium; sie riefen schon in Lösungen, die noch keine Plasmolyse bewirkten, eine Sistirung der Strömung hervor. Dagegen zeigten die Objecte in den noch nicht plasmolysirenden Lösungen von Kalisalpeter (1—2%) und Rohrzucker (5—10%) lebhafte Rotationsströmung. Steigerte man nun die Concentration dieser Lösungen bis zum Eintreten der plasmolytischen Wirkung, so stockte die Strömung bei den in (2,5%) Kalisalpeterlösung liegenden Objecten, während sie bei den in (12,5%) Rohrzuckerlösung liegenden weiter bestehen blieb, wenn auch etwas verlangsamt. Es lässt sich ersehen, dass plasmolysirende Rohrzuckerlösung für meine Versuche allein brauchbar war. Nahm ich stärkere Rohrzuckerlösung (z. B. 20%), so wurde die Strömung auch nach einigen Minuten gehemmt.

In eine 15proc. Rohrzuckerlösung brachte ich nun eine junge, intacte *Vallisneria*-Pflanze. Die nach 5 Stunden ausgeführte Untersuchung ergab, dass sämmtliche Zellen plasmolysirt waren, und dass diese auch keine Strömung zeigten. Die letztere Angabe ist wichtig. Denn Keller[1]) hatte gezeigt, dass 1—2% Kalisalpeterlösungen an intacten Pflanzen Strömung nach 6 Stunden bewirken konnten. Schnitt ich nun ein Blatt von der Versuchspflanze ab, so trat in den Mesophyllzellen Strömung auf, wenn auch langsamer als gewöhnlich. Nach einer halben Stunde konnte ich Strömung durch die ganze Länge des Blattes (4 cm) constatiren. Dieser Versuch ist jedoch nicht ganz zureichend. Er zeigt nur, dass eine Reizleitung in plasmolysirten Objecten noch stattfinden kann. Dabei ist die Frage offen geblieben, ob durch die Plasmolyse die Continuität des Plasmas, die durch Plasmaverbindungen bedingt ist, unterbrochen worden ist.

Wirkung des Wundreizes auf Keimpflanzen.

Die Untersuchungen Keller's[2]) und Hauptfleisch's[3]) hatten ergeben, dass an einigen Keimpflanzen sich die Wirkung der Ver-

1) Keller, l. c., p. 20.
2) Ders., l. c., p. 34.
3) Hauptfleisch, l. c., p. 201.

letzung besonders auffallend als Strömung auslösender Reiz zeigte. In intactem Zustande untersucht, konnten sie keine Plasmaströmung in den Epidermiszellen der Keimpflanzen feststellen. Zogen sie nun die Epidermis ab, so bot sich ihnen bei sofortiger Beobachtung das gleiche Bild: keine Spur von Plasmaströmung war wahrzunehmen. Vielmehr stellte sich erst einige Zeit nach der Verwundung die Strömung ein. Zu meinen Untersuchungen (hierbei war wie immer die Bedingung gestellt: Möglichkeit der Beobachtung der Pflanzen in intactem Zustande) fand ich brauchbar: *Brassica Napus, Zea Mays, Triticum sativum, Hordeum distichum*; das waren dieselben oder doch diesen verwandte Pflanzen, die bei den Untersuchungen von Keller und Hauptfleisch Verwendung gefunden hatten. Die Objecte wurden entweder in Wasser oder 0,5—1 % Kalisalpeter- oder 4—5 % Rohrzuckerlösungen[1]) untersucht, da Wasser nach Hofmeister[2]) einen schädigenden Einfluss auf das Plasma und somit auch auf die Plasmaströmung ausübt. An diesen Versuchspflanzen (auch etiolirte wurden verwendet) konnte ich immer, ohne dass eine Verletzung vorlag, eine primäre Plasmaströmung wahrnehmen. In der abgezogenen Epidermis war aber für einige Zeit keine Strömung zu bemerken; nach einer halben Stunde trat Strömung wieder auf. Die primär vorhandene Plasmaströmung war also durch die Verletzung gehemmt worden, um dann nach einiger Zeit wieder ins Leben zu treten. Für meine Zwecke waren diese Keimpflanzen wegen ihrer primären Strömung nicht brauchbar. Deshalb habe ich weitere Untersuchungen mit diesen Pflanzen nicht angestellt.

Vergleich mit den durch Wundreiz bewirkten Umlagerungen des Protoplasmas.

Die Untersuchungen Tangl's[3]) hatten ergeben, dass in Folge Wundreizes im Protoplasma der Epidermiszellen der Zwiebelschuppe von *Allium cepa* ganz bestimmte Umlagerungen vor sich gehen: Plasma und Zellkern sammeln sich auf den nach der Wundfläche zu gelegenen Zellwänden an. Er nannte sie traumatrope Um-

1) Hauptfleisch, l. c., p. 191.

2) Hofmeister, l. c., p. 36.

3) Tangl, Zur Lehre von der Continuität des Protoplasmas im Pflanzengewebe. Sitzungsber. d. k. Akad. d. Wiss. Wien, 1884, Bd. 90, I, p. 10.

lagerungen. Nestler's[1]) Arbeit bestätigte dies nicht nur, sondern constatirte auch, dass die traumatrope Umlagerung eine weitverbreitete Erscheinung im Pflanzenreiche ist. Erstreckten sich die Beobachtungen dieser beiden Autoren auf homogene Gewebe (Nestler untersuchte hauptsächlich die Epidermis der Blattoberseite von *Tradescantia zebrina*), so verwendete Němec[2]) zu seinen Versuchen Gewebecomplexe, die aus ungleichartigen Zellen bestanden, die Wurzelspitzen von *Allium Cepa*.

Ein Vergleich der Resultate dieser drei erwähnten Arbeiten und der vorliegenden ergiebt ganz interessante Analogien, wenn auch in manchen Beziehungen die Ergebnisse weit auseinandergehen. Bei diesem Vergleich ist aber zu betonen, dass es sich hierbei nicht um identische Dinge handelt, und dass ich über die traumatropen Umlagerungen eigene Untersuchungen nicht anstellte.

Sehr nahe kommen die Beobachtungen dieser Autoren den meinigen darin, dass die Umlagerungen nicht auf die direct der Wundfläche anliegenden Zellen beschränkt bleiben. Auch hier rief die Verwundung gewisse Veränderungen im Zellinhalte hervor, die von Zelle zu Zelle sich weiterhin fortpflanzten. Der Beginn der Umlagerung fiel nach Nestler[3]) wahrscheinlich in die Zeit gleich nach der Verletzung und war in vielen Fällen bereits nach 6 Stunden deutlich erkennbar. In Bezug auf diese Reaction und die die Strömung auslösende besteht also eine Differenz in der Dauer der Reactionszeit. Dagegen kommt die von Němec[4]) angegebene Reactionszeit (über 2 Minuten) der meinigen ziemlich gleich.

Hinsichtlich der Frage: Pflanzt sich der Reiz in allen Geweben mit gleichmässiger Geschwindigkeit fort? herrscht eine grosse Uebereinstimmung der Resultate. Hierbei kam nur die Arbeit von Němec in Betracht. In einem homogenen Gewebe, wie dem von Tangl und Nestler untersuchten, wird sich der Wundreiz in allen Richtungen mit gleichmässiger Geschwindigkeit fortpflanzen. Das war in der Wurzelspitze von *Allium cepa* nicht der Fall. Němec[5]) constatirte hier in den verschiedenen Geweben auch eine ver-

---

1) Nestler, Ueber die durch Wundreiz bewirkten Bewegungserscheinungen des Zellkerns und des Protoplasmas. Sitzungsber. d. k. Acad. d. Wiss. Wien, 1898, Bd. 107, I, p. 708.

2) Němec, Die Reizleitung u. die reizleitenden Structuren bei d. Pflanzen, 1901.

3) Nestler, l. c., p. 722.

4) Němec, l. c., p. 32.

5) Ders., l. c., p. 33, 34.

schiedene Schnelligkeit in der Reizleitung: Die Reaction setzte sich mit der grössten Geschwindigkeit in den inneren Periblemzellen und den grossen Pleromzellen, die den Gefässen den Ursprung geben, weniger schnell in den übrigen Zellreihen fort. Gewiss eine sehr grosse Analogie mit meinem Resultat.

Kein Parallelismus besteht hinsichtlich der Resultate über die Ausdehnung des Wundreizes. Alle 3 Autoren constatirten eine begrenzte Reizwirkung. In allen Fällen, selbst bei schwerster Verletzung, reichte die Reaction nicht weit: nach Tangl 0,5 mm, nach Nestler 0,5—0,7 mm, nach Němec bis 1,6 mm[1]).

Němec[2]) fand, dass der Reiz in der Wurzelspitze sich nur acrofugal verbreitete, wogegen er sich in acropetaler Richtung gar nicht oder nur sehr wenig verbreitete. In gewisser Beziehung hierzu stehen meine Beobachtungen über die Ausdehnung der Strömung in acrofugaler und acropetaler Richtung bei begrenzter Reizwirkung.

Zieht man nun die Schnelligkeit, mit der sich der Reiz fortpflanzt, in Betracht, so herrscht eine grosse Verschiedenheit der Resultate. Hatte sich der Wundreiz nach Angabe Tangl's nach 12—15 Stunden bis auf eine Distanz von 0,5 mm, nach Nestler erst nach 48 Stunden 0,5—0,7 mm fortgesetzt, so constatirte Němec beim Durchschneiden einer Wurzelspitze schon eine bedeutend grössere Geschwindigkeit, in $^1/_4$ Stunde 1,1 mm im Periblem, in 2 Stunden 1,6 mm[3]). Letztere Angabe aber reicht lange nicht an die von mir beobachtete Geschwindigkeit der Fortpflanzung der Reizströmung heran. Im Gegensatze zu meiner Beobachtung, dass die Reizleitung vom Beginne der Verletzung ab bis zu einem Maximum beschleunigt, fernerhin aber verlangsamt wurde, haben Nestler und Němec festgestellt[4]), dass sich der Reiz mit der steigenden Entfernung immer mit abnehmender Geschwindigkeit fortpflanzte.

Was die Frage anbetrifft: Pflanzt sich der Reiz in basipetaler oder acropetaler Richtung schneller fort? sind die Resultate Němec's den meinigen sehr ähnlich. Němec[5]) konnte feststellen, dass sich der Reiz in der acrofugalen Richtung viel schneller verbreitete

---

1) Tangl, l. c., p. 27; Nestler, l. c., p. 721; Němec, l. c., p. 28.

2) Němec, l. c., p. 6.

3) Tangl, l. c., p. 30; Nestler, l. c., p. 722; Němec, l. c., p. 24.

4) Nestler, l. c., p. 729; Němec, l. c., p. 70.

5) Němec, l. c., p. 44.

als in acropetaler. Also auch hier fand eine schnellere Reizleitung nach den älteren Partien zu statt.

Eine weitere Uebereinstimmung der Resultate mit denen von Němec[1]) ist die, dass auch dieser fand, dass der Reiz transversal mit einer viel geringeren Geschwindigkeit fortschritt als longitudinal. Dass die Zahl der Zellwände bei der Reizleitung nicht allein entscheidend ist, constatirt auch Tangl[2]). Er sagt: „Das Vordringen der Reaction ist unabhängig davon, ob die einzelnen Querzonen aus schmalen oder breiten Zellen bestehen. Der Reiz pflanzt sich in allen Querzonen mit gleicher Geschwindigkeit fort."

Hinsichtlich der Ergebnisse über die Dauer der Umlagerungen herrscht eine gewisse Uebereinstimmung. In den meisten Fällen konnten alle drei Autoren eine transitorische traumatrope Reaction feststellen. Nach Tangl[3]) war sie schon nach 48 Stunden bemerkbar; nach 5—7 Tagen[4]) waren normale Verhältnisse wieder eingetreten. Diese Zeiten sind ungefähr die gleichen, wie ich sie für Schnittverletzungen angegeben habe. Doch zuweilen wurden diese Umlagerungen auch nicht rückgängig gemacht, sondern dauerten wochenlang bis zum Tode an[5]).

Beim Vergleich der Resultate über die Frage: Wie gestaltet sich der Reizrückgang? stehen meine Ergebnisse mit denen Nestler's im Widerspruch, mit denen Němec's in Uebereinstimmung[6]). Nach Nestler ging der Reiz auf demselben Wege, wie er gekommen war, wieder zurück. Němec constatirte, dass die traumatrope Reaction in den der Wundfläche zugekehrten Zellen zuerst zurückging, und dass die distaleren Zellen dann folgten. Ein Unterschied von meinen Resultaten besteht aber. Nach Němec trat schon Reizrückgang ein, trotzdem dass der Reiz am distalen Ende noch fortschritt.

Zusammenfassung der Resultate.

Zum Schlusse seien noch die hauptsächlichsten Ergebnisse vorliegender Arbeit zusammengefasst.

1. Der Strömung auslösende Wundreiz setzt sich mit grösserer Geschwindigkeit in den Leitbündeln fort als in den übrigen Geweben.

1) Němec, l. c., p. 39.
2) Tangl, l. c., p. 28.
3) Ders., l. c., p. 33.
4) Ders., l. c., p. 33; Nestler, l. c., p. 722.
5) Tangl, l. c., p. 38.
6) Nestler, l. c., p. 716; Němec, l. c., p. 25.

2. Bei Verletzung von Leitbündelzellen pflanzt sich der Reiz durch die ganze Pflanze in eben diesen Zellen fort. Ohne Verletzung dieser Zellen dagegen bleibt seine Ausdehnung auf eine gewisse Strecke begrenzt.

3. Bei begrenzter Reizwirkung ist immer basalwärts eine grössere Ausdehnung zu beobachten als spitzenwärts.

4. Die Schnelligkeit der Reizfortpflanzung ist abhängig von der Schwere der Verletzung. Mit grösster Geschwindigkeit setzt der Reiz sich bei Schnittverletzung mit gleichzeitiger Durchtrennung der Leitbündel fort. Er nimmt zunächst mit zunehmender Entfernung an Schnelligkeit zu. Weniger schnell pflanzt er sich bei Stichverletzung der Leitbündel fort. Die Geschwindigkeit wird bis zu einem Maximum beschleunigt und fernerhin dann verlangsamt.

Die geringste Geschwindigkeit der Reizfortpflanzung wird durch eine Schnitt- oder Stichverletzung des Parenchyms und der Epidermis ausgelöst. Der Reiz setzt sich, auf eine gewisse Strecke begrenzt, zuerst mit zunehmender, dann bald mit abnehmender Geschwindigkeit fort.

5. Der Reiz pflanzt sich basipetal schneller fort als acropetal.

6. In transversaler Richtung ist die Fortleitung bedeutend langsamer als in longitudinaler Richtung; jedoch durchläuft der Reiz in derselben Zeit transversal mehr Zellwände wie longitudinal.

7. Die Reizwirkung ist meist transitorisch; sie dauert an verletzten Pflanzen 1—2 Tage, in abgeschnittenen Stücken 3—6 Tage. Nur abgeschnittene *Elodea*-Blätter zeigen meist Strömung bis zum Tode.

8. Der Reizrückgang an abgeschnittenen Blättern zeigt sich zuerst in den der Wunde zugekehrten Zellen. Dann folgten die distaleren Zellen. Eine Ausnahme zeigen die direct der Wunde angelegenen Zellen. Sie weisen bis zu ihrem Tode Strömung auf.

9. An schwach plasmolysirten Objecten findet noch Fortleitung des Strömungsreizes statt.

Die diesen Ausführungen zu Grunde liegenden Versuche wurden im Winter-Semester 1901/2 und Sommer-Semester 1902 ausgeführt. Es ist mir eine angenehme Pflicht, Herrn Geheimrath Prof. Dr. Pfeffer, sowie Herrn Dr. Klemm für die freundliche Unterstützung bei Ausführung vorliegender Untersuchungen meinen herzlichsten Dank auszusprechen.

Der Einfluss von Zug auf die Ausbildung von Festigungsgewebe.

Von

Oscar Melville Ball.

Mit Tafel VI und VII.

Einleitung.

Die Untersuchungen über den Einfluss von Zug auf lebende Gewebe sind nur unvollständig gewesen. Hegler[1]) und vor ihm schon Scholz[2]) und Baranetzky[3]) fanden, dass, wenn verhältnissmässig geringe Gewichte am Hypokotyl von *Helianthus annuus*, *Phaseolus multiflorus* etc. wirkten, der durch den Längszug verursachte Reiz zunächst eine Verlangsamung, später eine Beschleunigung des Wachsthums hervorrief.

W. Pfeffer, Berichtigung. Aus den hier mitgetheilten Untersuchungen des Herrn Ball ergiebt sich, dass die Behauptung R. Hegler's, nach der durch die mechanische Inanspruchnahme durch Zug eine ansehnliche Steigerung der Tragfähigkeit veranlasst wird, nicht zutrifft. Ich bedaure sehr, dass ich durch diese Angaben Hegler's getäuscht und in einer vorläufigen Mittheilung (Sitzungsber. der Sächs. Gesellsch. der Wiss., 1891, p. 639) zur Publication eines Irrthums veranlasst wurde, der leider auch noch in die II. Auflage meiner Physiologie, Bd. II, p. 148 überging. Da Hegler nicht mehr unter den Lebenden weilt, ist es nicht mehr möglich, die Entstehung dieses Fehlers aufzudecken, und ich bemerke nur, dass seiner Zeit mir u. a. von Hegler Experimente und Präparate vorgeführt wurden, nach denen allerdings die Angaben Hegler's gerechtfertigt erscheinen mussten.

1) Cohn's Beitrag z. Biol. d. Pflanz., 1893, Bd. 6, p. 383.

2) Scholz-Cohn's Beitr. z. Biol., 1887, Bd 4, p. 323.

3) Baranetzky, Ungleiche Periodicität d. Längenwachsthums, 1879.

Hegler giebt ausserdem an, dass mit der Zunahme des Gewichtes, und damit des Zuges, eine grössere Zerreissungsfestigkeit der Pflanzen Hand in Hand ging, so dass z. B. ein Keimling von *Helianthus annuus*, dessen anfängliche Zerreissungsfestigkeit bei 160 g lag, nach einer zweitägigen Zugwirkung von 150 g erst bei einem Gewicht von 350 g zerriss. Ein solcher Keimling vermochte ferner, nachdem er ein paar Tage lang mit 250—300 g belastet wurde, einem Zug von mehr als 400 g zu widerstehen. Im wesentlichen gleiche Resultate wurden mit *Phaseolus mult.* erzielt. Aehnlich konnten Blattstiele von *Helleborus niger*, die anfangs nur ein Gewicht von 400 g tragen konnten, nach successiv anwachsender Belastung nach Verlauf von einigen Tagen ein Gewicht von 3½ kg aushalten, ohne zu zerreissen; eine erstaunliche Zunahme der Zugfestigkeit in so kurzer Zeit. Blattstiele, die einer solchen Behandlung nicht unterworfen wurden, waren in der Zwischenzeit nur wenig verändert. Eine solche Anpassung an neue Bedingungen würde, falls sie wirklich richtig ist, ein frappantes Beispiel darstellen für die Fähigkeit lebender Organismen, sich an Veränderungen ihrer Umgebung anzupassen. Diese Anpassung wurde, wie Hegler angab, sehr oft herbeigeführt durch eine numerische Zunahme der Collenchymzellen oder durch eine Verdickung der Zellwände im Collenchym, Sclerenchym oder im Bast. In den Blattstielen von *Helleborus niger*, wo normal kein Hartbast vorkommt, soll die Verdickung so weit gehen, dass dickwandige Bastfasern aus Phloëmelementen gebildet werden sollen. Küster[1]) und Pfeffer[2]) machten aber dann darauf aufmerksam, dass Hartbastfasern auch normal, wenn auch spärlich und schwach entwickelt vorkommen, sodass günstigen Falles nur eine Verstärkung schon vorhandener Gewebe durch Zug vorlag. An Schnitten, die an etwa 20 Pflanzen gemacht wurden, konnte ich bestätigen, dass thatsächlich Bastfasern, wenn auch nur schwach entwickelte, gelegentlich bei *Helleborus niger* vorkommen.

Seit der Publication der Hegler'schen Untersuchungen hat sich zunächst Richter[3]) mit ähnlichen Problemen an *Chara* beschäftigt und gefunden, dass bei dieser Pflanze eine gewisse Anpassung an zunehmenden Zug stattfindet. Doch sind diese Ver-

1) Küster, Flora 1900, p. 173.

2) Pfeffer, Pflanzenphysiologie, Bd. II, 2. Aufl., p. 148, 1901.

3) Richter, Ueber Reactionen der Characeen auf äussere Einflüsse. Flora 2, p. 418.

suche nicht ganz einwandsfrei, wie wir später noch erörtern wollen. Dann untersuchte Wiedersheim[1]) die Zunahme der Zugfestigkeit an Trauerbäumen, ohne jedoch zu entscheidenden Resultaten zu gelangen. Zuletzt fand Vöchting[2]), dass an gezogenen der Blüthen beraubten Sonnenblumen- und Wirsingstämmen kein Unterschied in der Qualität der Gewebe zu bemerken ist und auch keine neuen Elemente auftreten.

Andererseits sind bei Ranken und Blattkletterern durch Worgitzki[3]) und v. Derschau[4]) Verdickungen nachgewiesen worden, wenngleich es hier noch fraglich ist, wie viel auf Zug und wie viel auf Contactreizbarkeit fällt.

Eine erneute und umfassendere Behandlung der Fragen nach den Wirkungen des Zuges auf pflanzliche Gewebe schien räthlich, und zwar waren es zunächst die folgenden beiden Hauptfragen, welche ich versuchte zu beantworten:

1. Reagirt die Pflanze auf allmählich wachsende Belastung durch selbstregulatorische Steigerung ihrer Zugfestigkeit?
2. Treten Veränderungen in den Geweben von gezogenen Pflanzen auf, und wenn dies der Fall, welches sind diese?

Während des Verlaufes dieser Untersuchung erhob sich jedoch noch eine Anzahl weiterer Fragen mit Rücksicht auf den etwaigen Einfluss der Schwerkraft und des Lichtes, wenn die Pflanzen sich in schräger oder horizontaler Lage befanden. In der Literatur sind mannigfache Angaben hierüber vorhanden. Nördlinger[5]) und Wiesner[6]) haben gezeigt, dass bei den Coniferen Hypotrophie, bei Dikotylen Epitrophie des Holzgewebes in den Theilen eintritt, welche in schräg aufsteigender oder horizontaler Lage sich befinden. Die Bildung von Adventivknospen auf der Oberseite und von Würzelchen auf der Unterseite, als Folge der Schwerkraft und

1) Wiedersheim, Ueber den Einfluss der Belastung auf die Ausbildung von Holz- und Bastkörper bei Trauerbäumen. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXXVIII, 1902, p. 41.

2) Vöchting, Zur experimentellen Anatomie. Nachricht. d. k. Gesellsch. d. Wiss. zu Göttingen, Bd. 38, Heft 5, 1902.

3) Worgitzki, Vergleichende Anatomie der Ranken. Flora 1887, p. 69.

4) v. Derschau, Einfluss von Contact und Zug auf rankende Blattstiele. Leipzig 1893.

5) Nördlinger, Der Holzring als Grundlage des Baumkörpers, 1871, p. 24.

6) Wiesner, Ber. d. Deutsch. botan. Gesellsch., 1895, p. 481; 1896, p. 181.

der einseitigen Lichtwirkung, ist von Vöchting[1]), Sachs[2]), Wiesner[3]) u. a. studirt worden. Wortmann[4]) entdeckte, dass eine horizontal gelegte und an der geotropischen Krümmung gehinderte Pflanze auf der Oberseite in der Rinde dickwandigere Zellen entwickelte, als auf der Unterseite. Eine einseitige Verdickung kommt nach Pfeffer[5]) auch bei Grasknoten vor, wenn auf mechanische Weise die geotropische Krümmung verhindert wird. Eine ausführlichere Discussion dieser Beobachtungen werde ich später im Zusammenhange mit meinen Resultaten geben.

Theil I.

Zugfestigkeit.

A. Eine Anzahl verschiedener Pflanzen wurden dem Einfluss von Zug mittels Gewichte unterworfen. Ein Bindfaden wurde am Hypokotyl resp. am Stengel befestigt, über eine leichtlaufende Rolle geleitet und am freien Ende mit Gewichten versehen. In den ersten Experimenten wurde der Bindfaden direct an dem mit etwas Baumwolle umwickelten Pflanzentheile befestigt. Es zeigte sich jedoch, dass diese Anordnung die Pflanze nicht genügend vor leichten Verwundungen schützte, da die Befestigung bei der hohen Belastung sehr haltbar sein musste und sich deshalb ein Einschnüren und Einschneiden des Fadens nicht vermeiden liess. Ausserdem machte das leichte Abgleiten der Schlinge grosse Schwierigkeiten. Um diese zu umgehen, wurde eine Schlinge aus weichstem Leder angewandt. Schmale Streifen von ca. 2—3 mm Breite und genügender Länge wurden an einem Ende mit einem kleinen Schlitz versehen. Zwei Streifen wurden dann in der Weise miteinander verbunden, dass wechselseitig die Enden ohne Einschnitt durch die Schlitze gesteckt wurden und man so eine zuziehbare Schlinge erhielt. Die Enden wurden zusammengeknotet. Eine solche Schlinge war sehr leicht anzulegen und verursachte keine Einschnürungen. Um diese noch weiter zu verhindern, wurde

1) Vöchting, Organbildung im Pflanzenreich, 1868, p. 148, 164.
2) Sachs, Arbeit d. botan. Inst. in Würzburg, 1880, Bd. 2, p. 474.
3) Wiesner, l. c. Siehe Pfeffer, Pflanzenphysiologie 1901, p. 107 u. 125 dort citirte Literatur.
4) Wortmann, Zur Kenntniss d. Reizbewegung. Botan. Zeitung 1887, p. 819.
5) Pfeffer, Druck und Arbeitsleistung, 1893, p. 396.

ein 10 cm langes und 2—3 mm breites Stück Holz zwischen die Schlinge geklemmt, sodass das Ganze eine rautenförmige Figur bildete, an deren oberem Winkel der Bindfaden und an deren unterem sich die Schlinge mit der durchgesteckten Pflanze befand, während das Hölzchen horizontal zwischen den beiden anderen Ecken lag. Die Gewichte wurden dann an dem am oberen Winkel befestigten Bindfaden angebracht, der vorher natürlich über eine Rolle geleitet war.

Die Pflanzen, die für diese Untersuchung gebraucht wurden, waren im wesentlichen dieselben, die Hegler verwandte, nämlich Keimlinge von *Helianthus annuus*, *Phaseolus multiflorus*, *Lupinus luteus*, *Helleborus niger*, *Ricinus communis*, *Mirabilis Jalapa*. Da die Keimlinge immer einem ziemlich bedeutenden Zuge unterworfen wurden, wurde eine Brücke von Gips quer über den Topf gegossen, um die Pflanze fester in der Erde zu halten. Diese Brücke schloss sich natürlich nicht dicht an den Stengel an, da sonst Wachsthumsstörungen eingetreten sein würden, vielmehr war durch ein kleines Papierröhrchen ein freier Raum um die Stengelbasis gelassen.

Die Keimlinge wuchsen in Töpfen von genügender Grösse. Die Experimente wurden angestellt, wenn die Keimlinge lang genug waren, um einen genügenden Halt für die Schlinge zu bieten. Gewöhnlich waren im Winter im Gewächshaus bei einer Temperatur von ca. 16° C. die Pflänzchen in 6—8 Tagen herangewachsen. Kräftige Pflanzen von *Helianthus annuus* von 4—6 cm Höhe haben selten einen geringeren Durchmesser als 2 mm. So war an 20 Pflanzen, die am 6. oder 8. Tage sorgfältig gemessen wurden, der durchschnittliche Durchmesser an der Zerreissungsstelle, die immer nicht weit von den Kotyledonen liegt, 2 mm. Eine solche Messung wurde immer sofort, nachdem die Pflanze gezogen war, ausgeführt. Es ereignete sich oft, dass der Durchmesser einer Pflanze, die einige Tage hindurch belastet gewesen war oder ein grösseres Gewicht kurze Zeit getragen hatte, merklich geringer war als der normale. Dies ist eine Folge der Streckung der Gewebe und kommt regelmässig vor. Am auffälligsten ist diese Erscheinung an etiolirten Pflanzen.

Ueber den Durchmesser der Pflanzen, die Hegler verwandte, ist in der kurzen Mittheilung nichts angegeben. Es heisst hier nur, dass eine Pflanze bei einem Gewicht von 160 g riss etc. Wie bereits gesagt, haben die für das Experiment geeigneten Pflänzchen von *Helianthus annuus* bei einer Höhe von 4—6 cm und einem

Alter von 6—8 Tagen einen durchschnittlichen Durchmesser von 2 mm. In diesem Alter sind die Kotyledonen voll geöffnet, sodass die Schlinge nicht abgleiten kann. In den 20 schon erwähnten Fällen betrug das durchschnittliche Gewicht, bei dem die Pflanzen rissen, 519,6 g. Das Maximum war 777 g. Nur in einem Falle war es weniger als 400 g; diese Pflanze hatte einen Durchmesser von genau 2 mm und riss bei 335 g. Ich versuchte, ob noch jüngere Keimlinge vielleicht einen niedrigeren Zerreissungspunkt haben würden. Dazu wurden die Keimlinge an den Wurzeln mit Gips umgeben, um das Herausziehen zu verhüten. Hier einige Werthe:

Pflanze	I:	ca. 2 cm hoch;	2,0 mm Durchm.;	zerriss bei	373 g,
„	II:	„ 2 „ „	2,2 „ „	„ „	435 „
„	III:	„ 2 „ „	2,0 „ „	„ „	333 „.

Möglicher Weise hat Hegler besonders dünnstengelige *Helianthus*-Keimlinge benutzt. Alle diese Pflanzen wurden direct an der Ursprungsstelle der Kotyledonen gezogen. Es erschien unpraktisch, so junge Pflanzen zu benutzen. So viel sei jedoch hervorgehoben, dass selbst bei derartig jungen Pflanzen die Zerreissungsgrenze immer höher als 160 g lag.

Nachdem so die Pflanzen in der angegebenen Weise auf ihre primäre Zerreissungsfestigkeit geprüft waren, wurde eine zweite Serie von denselben Dimensionen ausgewählt und mit Gewichten belastet. In den folgenden Tabellen ist die auf ihre primäre Zerreissungsfestigkeit am Anfang geprüfte Pflanze als Controllpflanze *A* bezeichnet. Diejenigen, welche am Schluss des Versuches als Controllpflanzen gebraucht wurden und unbelastet neben den belasteten wuchsen, sind als Controllpflanzen *B* (1, 2, 3 etc.) bezeichnet.

Zuerst wurde versucht, die Pflanze mit einem Gewicht zu belasten, das etwas geringer war, als das des Zerreissungsgewichts der Controllpflanze. Doch stellte sich dies als unzweckmässig heraus, da nach einer gewissen Zeit — nach einigen Minuten bis einigen Stunden — die Pflanze nachträglich riss.

Zum Beispiel:

I. *Helianthus annuus.*

1. Controllpfl. *A*.	Durchm. 2,5 mm,	zerriss bei 511 g,
Versuchspflanze.	„ 2,5 „	belastet mit 307 „,
	zerriss am 2. Tage.	

2. Controllpfl. *A.*	Durchm. 2 mm,	zerriss bei	424 g,	
Versuchspfl. 1.	„ 2 „	belastet mit	172 „	
		zugefügt	69 „	2. Tag,
		„	94 „	3. „
		zerriss bei	335 g.	
Versuchspfl. 2.	Durchm. 2,2 mm,	belastet mit	240 g,	
		zugefügt	99 „	2. Tag,
		zerriss sofort bei	339 g.	

Lupinus luteus.

3. Controllpfl. *A.*	Durchm. 2,7 mm,	zerriss bei	269 g,	
Pflanze *B.*	„ 2,6 „	belast. mit	166 „	
		zugefügt	84 „	2. Tag,
		zerriss nach 2 Stunden bei	250 g.	
4. Controllpfl. *A.*	Durchm. 2 mm,	zerriss bei	307 g,	
Pflanze *B.*	„ 2 „	belastet mit	193 „	
		zugefügt	172 „	2. Tag,
		zerriss sofort bei	365 g.	

Phaseolus multiflorus.

5. Controllpfl. *A.*	Durchm. 3,9 mm,	zerriss bei	975 g,
Pflanze *B.*	„ 4,0 „	belast. mit	508 „
		zerriss nach 2 Stunden.	

Blattstiele primordialer Blätter.

6. Controllpfl. *A.*	Durchm. 1 mm,	zerriss bei	198 g,
Pflanze *B.*	„ 1 „	belastet mit	186 „
		zerriss am 2. Tage.	

Es zeigte sich also zuerst, dass gesunde Keimlinge der untersuchten Pflanzen, sogar wenn sie noch sehr jung sind, einen viel grösseren Zug auszuhalten vermögen, als es Hegler angiebt; zweitens, dass ein Gewicht, welches halb oder zweidrittel so gross als das Zerreissungsgewicht ist, nach einer gewissen Zeit eine Zerreissung hervorruft.

Zu berücksichtigen ist ein etwaiger Einfluss der Strangulation. Verzögert die Schlinge das Wachsthum der Pflanzen? Um dies zu prüfen, wurde die Schlinge in der oben angegebenen Weise befestigt und an die beiden Lederstreifen Fäden geknüpft, die horizontal über Rollen liefen und am Ende mit Gewichten belastet

waren. Auf diese Weise wurden die Pflanzen einem seitlichen Druck ausgesetzt, der ebenso gross war, als bei dem verticalen Zug vorher. Viele Experimente erwiesen nur geringe Unterschiede, wenn überhaupt irgend welche sichtbar wurden, und diese Unterschiede bestanden nicht in einer Verlangsamung, sondern in einer Beschleunigung des Wachsthums, eine Erscheinung, die vielleicht auf den stimulirenden Einfluss geringer Verwundungen, wie er von Townsend[1]) beschrieben worden ist, zurückgeführt werden muss.

Die Hauptfrage bleibt noch: vermag sich die Pflanze an höhere Grade der Zugspannung allmählich anzupassen? Die nachstehenden Versuche mögen darüber Aufschluss geben.

I. *Helianthus annuus.*

Diese Pflanze ist sehr gut für diese Untersuchungen geeignet, da das Hypokotyl sich nur schwach verjüngt und die Kotyledonen sich schön ausbreiten, sodass die Schlinge einen guten Stützpunkt hat. Die Pflanzen, die für die verschiedenen Parallelserien ausgewählt wurden, waren zu gleicher Zeit gesät und im Gewächshaus kultivirt, indem ich annahm, dass, wenn Alter und Dimensionen gleich seien, auch die Gewebe etwa dieselbe Beschaffenheit besitzen würden. Die Gewichte, die ich anwandte, waren kleine Stücke von Bleiröhren verschiedener Länge, deren jedes mit einem Drahthaken versehen war, mittels dessen sie an den Bindfaden gehängt werden konnten. Zunächst wurde eine Pflanze in der oben angegebenen Weise auf ihre Zerreissungsfestigkeit geprüft, und diese sowie der Durchmesser wurden sofort notirt. Darauf wurde ein möglichst ähnliches zweites Exemplar ausgewählt und mit Gewichten belastet. Von Zeit zu Zeit wurden dann Gewichte hinzugefügt; gleichzeitig wurden einige weitere Controllpflanzen unbelastet in der unmittelbaren Nachbarschaft der obigen aufgestellt. Nach einer Reihe von Tagen oder Wochen wurde schliesslich das Gewicht der belasteten Pflanzen bis zum Zerreissungspunkte erhöht, worauf sofort die Controllpflanzen in derselben Weise auf ihre Zerreissungsfestigkeit geprüft wurden. Die folgende Tabelle zeigt die Resultate, die so an *Helianthus annuus* gewonnen wurden.

---

1) Townsend, Annals of Botany, 1897, Bd. II, p. 509 ff.

1.

Controllpfl. *A*.	Durchm.	2,1 mm,	zerriss bei	486 g.	
Belastete Pfl.	„	2,1 „	belastet mit	103 „	
			zugefügt	50 „	3. Tag,
			„	24 „	5. „
			zerriss bei	599 „	7. „ .
Controllpfl. *B* 1.	Durchm.	2,0 mm,	zerriss bei	516 g,	7. Tag,
„ *B* 2.	„	2,25 „	„ „	546 „	„ „ .

An der belasteten Pflanze wirkten somit

103 g . . . . 2 Tage lang,
156 g . . . . weitere 2 Tage lang,
183 g . . . . „ „ „ „ .

Nach 6 Tagen riss dann die Pflanze nach Hinzufügung von weiteren 416 g. Die unter Zug stehenden Pflanzen hatten ihre Zerreissungsfestigkeit um 113 g erhöht, während sie bei den Controllpflanzen um 30 und 50 g gestiegen war. Der Durchmesser der Pflanze unter Zugspannung hatte sich nicht geändert.

2.

Controllpfl. *A*. Durchm. 2,3 mm, Länge 2,0 cm, zerriss bei 667 g.
Belastete Pfl. „ 2,4 „ „ 2,0 „ belast. mit 78 „
zugefügt 62 g am 4. Tage,
„ 53 „ „ 8. „
Durchm. 2,6 mm, Länge 4,5 cm, zerriss bei 825 g am 14. Tage.
Controllpfl. *B* 1. Durchm. 2,7 mm, Länge 6,3 cm, zerriss bei 919 g am 14. Tage,
„ *B* 2. Durchm. 2,6 mm, Länge 5,5 cm, zerriss bei 954 g am 14. Tage.

3.

Controllpfl. *A*. Durchm. 2,9 mm, Länge 4,0 cm, zerriss bei 736 g.
Belastete Pfl. „ 2,9 „ „ 4,0 „ belast. mit 80 „
zugefügt 78 g am 3. Tage,
„ 69 „ „ 8. „
Durchm. 3,5 mm, Länge 11,0 cm, zerriss bei 928 g am 14. Tage.

Controllpfl. *B* 1. Durchm. 3,6 mm, Länge 10,0 cm, zerriss bei 1162 g am 14. Tage.

" *B* 2. Durchm. 3,0 mm, Länge 9,5 cm, zerriss bei 1059 g am 14. Tage.

Bei den belasteten Pflanzen hatte sich der Durchmesser und die Länge während des vierzehn Tage dauernden Versuches bedeutend vergrössert, jedoch nicht mehr, als bei den Controllpflanzen. Das Zerreissungsgewicht der gezogenen Pflanzen war geringer als bei den normalen Pflanzen.

4.

Controllpfl. *A*.	Durchm.	2,4 mm,	zerriss bei	588 g.		
Belastete Pfl.	"	2,4 "	belastet mit	94 "		
			zugefügt	77 "	am 2.	Tage,
			"	69 "	" 6.	"
	"	3,0 "	zerriss bei	621 "	" 8.	" .
Controllpfl. *B*.	"	2,8 "	" "	519 "	" 8.	" .

Hier war das Zerreissungsgewicht der Pflanze nach 7 Tagen etwas grösser als das der Controllpflanze *B*. Auf der anderen Seite war jedoch auch der Durchmesser der letzteren 0,2 mm geringer.

5.

Controllpfl. *A*.	Durchm.	2,1 mm,	zerriss bei	663 g.		
Belastete Pfl.	"	2,0 "	belastet mit	102 "		
			zugefügt	56 "	am 3.	Tage,
			"	53 "	" 6.	"
	"	2,1 "	zerriss bei	542 "	" 8.	" .
Controllpfl. *B* 1.	"	2,5 "	" "	512 "	" 8.	"
" *B* 2.	"	2,7 "	" "	456 "	" 8.	" .

6.

Controllpfl. *A*.	Durchm.	2,0 mm,	zerriss bei	455 g,		
Belastete Pfl.	"	2,2 "	belastet mit	75 "		
			zugefügt	31 "	am 2.	Tage,
			"	56 "	" 4.	"
			"	27 "	" 6.	"
			"	40 "	" 8.	"
	"	2,5 "	zerriss bei	446 "	" 10.	" .
Controllpfl. *B* 1.	"	2,25 "	" "	389 "	" 10.	"
" *B* 2.	"	2,2 "	" "	372 "	" 10.	" .

Versuche im Dunkeln.

Beim Experimentiren mit etiolirten Pflanzen wurden im wesentlichen ähnliche Resultate erhalten. Doch war hier die Zugfestigkeit, wie zu erwarten war, geringer als bei den im Licht erwachsenen Pflanzen.

7.

Controllpfl. *A*.	Durchm. 2,2 mm, Länge 4,0 cm, zerriss bei 494 g.
Belastete Pfl.	„ 2,2 „ „ 3,2 „ belast. mit 45 „ zugefügt 53 g am 7. Tage.
	Durchm. 2,1 mm, Länge 14,4 cm, zerriss bei 336 g am 9. Tage.
Controllpfl. *B*.	Durchm. 2,6 mm, Länge 14,0 cm, zerriss bei 471 g am 9. Tage.

8.

Controllpfl. *A*.	Durchm. 2,5 mm, Länge 3,0 cm, zerriss bei 426 g.
Belastete Pfl.	„ 2,5 „ „ 3,0 „ belast. mit 41 „ zugefügt 45 g am 7. Tage.
	Durchm. 2,6 mm, Länge 18,0 cm, zerriss bei 515 g am 9. Tage.
Controllpfl. *B* 1.	Durchm. 3,4 mm, Länge 12,0 cm, zerriss bei 568 g am 9. Tage.
„ *B* 2.	Durchm. 3,0 mm, Länge 16,5 cm, zerriss bei 606 g am 9. Tage.
„ *B* 3.	Durchm. 3,5 mm, Länge 15,0 cm, zerriss bei 657 g am 9. Tage.

9.

Controllpfl. *A*.	Durchm. 2,0 mm, Länge 3,0 cm, zerriss bei 350 g,
Belastete Pfl.	„ 2,0 „ „ 2,5 „ belast. mit 43 „ zugefügt 56 g am 3. Tage, „ 41 „ „ 8. „
	Durchm. 2,0 mm, Länge 12,5 cm, zerriss bei 389 g am 13. Tage.
Controllpfl. *B*.	Durchm. 2,1 mm, Länge 15,0 cm, zerriss bei 412 g am 13. Tage.

In Serie 8 war wiederum die Zerreissungsfestigkeit der belasteten Pflanze und der Controllpflanzen *B* geringer, als die der

Controllpflanze *A*. Das mag zum Theil an der sich allmählich geltend machenden Wirkung des Etiolements liegen, die sich in geringerer Festigkeit der Gewebe äussert.

Aus diesen Tabellen geht also hervor, dass der Keimstengel von *Helianthus* sich nicht an erhöhte Anforderungen, wie sie durch den allmählich verstärkten Längszug gestellt werden, anpasst. Der geringe Unterschied, der in Serie 1 hervortritt, ist zu unbedeutend, um ins Gewicht zu fallen. Es wäre auch möglich, dass Pressungen, die die Schlinge verursacht, sowie die kleinen Stösse beim Anhängen der Gewichte als Reize zu etwas üppigeren Wachsthum im Townsend'schen Sinne[1]) gewirkt haben. Doch ist der Unterschied wie gesagt zu unbedeutend.

II. *Helleborus niger.*

Die Experimente an dieser Pflanze wurden im Winter in dem Aquarium-Raume des hiesigen Gewächshauses, während des Frühjahrs im Freien angestellt. Die Resultate waren in beiden Fällen dieselben. Gut gewachsene Blattstiele und junge Schösslinge wurden benutzt.

1. Im Gewächshaus.

Controllpfl. *A*. Stark gewachsener Blattstiel, Länge ca. 10 cm, Durchm. 3,25 mm, zerriss bei 920 g.

Belastete Pfl. Stark gewachsener Blattstiel, Länge ca. 10 cm, Durchm. 3,2 mm, belastet mit 240 g,
zugefügt 91 g am 4. Tage,
„ 76 „ „ 11. „ .

„ „ Länge ca. 10 cm, Durchm. 3,5 mm, zerriss bei 1800 g am 17. Tage.

Controllpfl. *B*. Länge ca. 10 cm, Durchm. 3,6 mm, zerriss bei 2450 g am 17. Tage.

2. Ebenso.

Controllpfl. *A*. Blattstiel, Länge 4,0 cm, Durchm. 3,0 mm, zerriss bei 582 g.

Belastete Pfl. Blattstiel, Länge 4,0 cm, Durchm. 2,8 mm, belastet mit 83 g,
zugefügt 40 g am 3. Tage,
„ 103 „ „ 6. „
„ 78 „ „ 8. „ .

1) Townsend, l. c.

Belastete Pfl.	Länge ca. 5,0 cm, Durchm. 3,0 mm, zerriss bei 997 g am 10. Tage.
Controllpfl.	Länge ca. 5,0 cm, Durchm. 3,0 mm, zerriss bei 1159 g am 10. Tage.

3. Ebenso.

Controllpfl. *A*.	Durchm. 2,8 mm,	zerriss bei	868 g.		
Belastete Pfl.	„ 2,8 „	belastet mit	193 „		
		zugefügt	96 „	am 4.	Tage,
„ „	„ 3,8 „	zerriss bei	2573 „	„ 17.	„ .
Controllpfl. *B*.	„ 3,6 „	„ „	2060 „	„ 17.	„ .

4. Im Mai im Freien.

Controllpfl. *A*.	Blattstiel, Länge 7,5 cm, Durchm. 2,5 mm, zerriss bei 1433 g.
Belastete Pfl.	Blattstiel, Länge 8,0 cm, Durchm. 2,5 mm, belastet mit 500 g, zugefügt 340 g am 9. Tage.
„ „	Länge 8,2 cm, Durchm. 2,8 mm, zerriss bei 2540 g am 22. Tage.
Controllpfl. *B*1.	Länge 5,8 cm, Durchm. 2,2 mm, zerriss bei 2000 g am 22. Tage.
„ *B*2.	Länge 6,5 cm, Durchm. 3,0 mm, zerriss bei 3102 g am 22. Tage.

5. Im Mai im Freien.

Controllpfl. *A*.	Länge 3,7 cm, Durchm. 3,0 mm, zerriss bei 833 g,
Belastete Pfl.	„ 3,0 „ „ 3,0 „ belast. mit 335 „. zugefügt 442 g am 9. Tage.
„ „	Länge 5,8 cm, Durchm. 3,0 mm, zerriss bei 2500 g am 22. Tage.
Controllpfl. *B*.	Länge 8,6 cm, Durchm. 3,3 mm, zerriss bei 3188 g am 22. Tage.

Man bemerkt, dass in dem letzten Versuche die Controllpflanze *B* mit einem nur ganz wenig stärkeren Durchmesser eine um 500 g grössere Zerreissungsfestigkeit besitzt, als das belastete Exemplar. Nur in wenigen Fällen, wie z. B. in Serie 4, war die Zerreissungsfestigkeit der belasteten Pflanze grösser (ca. 500 g), als bei der Controllpflanze *B*. In Folge der bedeutenden Belastung waren oft leichte Abschürfungen an der Anheftungsstelle der

Schlinge zu bemerken. In diesem Falle erfolgte gewöhnlich eine gewisse Hemmung des Wachsthums, und öfters schien die ganze Pflanze zu leiden. Wie bei *Helianthus* macht also die Pflanze keinen Versuch, sich der vergrösserten Zugspannung irgendwie anzupassen.

III. *Phaseolus multiflorus.*

Im Gewächshaus am Licht.

Im Gewächshause und am Licht wächst die Pflanze ziemlich rasch und verstärkt ihre Zugfestigkeit in ziemlich kurzer Zeit.

1.

Controllpfl. *A*. Länge 19 cm, Durchm. 3,9 mm, zerriss bei 975 g.
Belastete Pfl. „ 19 „ „ 4,0 „ belast. mit 193 „
zugefügt 175 g am 8. Tage,
„ 171 „ „ 13. „ .
„ „ Länge 20 cm, Durchm. 4,5 mm, zerriss bei 5225 g am 21. Tage.
Controllpfl. *B* 1. Länge 18 cm, Durchm. 4,4 mm, zerriss bei 4790 g am 21. Tage.
„ *B* 2. Länge 20 cm, Durchm. 4,5 mm, zerriss bei 5400 g am 21. Tage.

Diese Pflanzen waren kräftig und gut gewachsen. Während des drei Wochen dauernden Versuches hatte die Länge nur um 1 cm, der Durchmesser um 0,6 mm zugenommen. Die Zunahme der Zugfestigkeit bei der belasteten Pflanze und bei den Controllpflanzen war ungefähr die gleiche, nämlich ca. 4000 g.

2.

Controllpfl. *A*. Länge 3,5 cm, Durchm. 2,3 mm, zerriss bei 443 g.
Belastete Pfl. „ 3,0 „ „ 2,3 „ belast. mit 72 „
zugefügt 96 g am 9. Tage,
„ 240 „ „ 15. „ .
„ „ Länge 6,25 cm, Durchm. 3,8 mm, zerriss bei 4,5 kg am 28. Tage.
Controllpfl. *B* 1. Länge 7,2 cm, Durchm. 3,8 mm, zerriss bei 4,5 kg am 28. Tage.
„ *B* 2. Länge 6,0 cm, Durchm. 4,0 mm, zerriss bei 4,0 kg am 28. Tage.

Diese Pflanzen waren ziemlich jung. Eine Zunahme der Zugfestigkeit während der 28tägigen Versuchszeit war auch hier bei den belasteten Pflanzen nicht eingetreten.

IV. *Ricinus communis.*

Versuche am Licht.

1.

Controllpfl. *A*.	Länge 9,0 cm,	Durchm. 2,4 mm,	zerriss bei 1151 g.							
Belastete Pfl.	„ 9,0 „	„ 2,5 „	belast. mit 335 „							
			zugefügt 240 g am 10. Tage,							
			„ 425 „ „ 20. „ .							
„ „	Länge 13,0 cm,	Durchm. 3,6 mm,	zerriss bei 3335 g am 24. Tage.							
Controllpfl. *B*.	Länge 10,5 cm,	Durchm. 3,4 mm,	zerriss bei 3515 g am 24. Tage.							

Nach 24 Tagen schien die belastete Pflanze etwas besser entwickelt zu sein, als die Controllpflanze *B*. An der Anheftungsstelle der Schlinge trat eine schwache ringförmige Anschwellung hervor. Der Zerreissungspunkt lag jedoch niedriger wie an der normalen Pflanze.

Diese Tabellen bilden nur eine Auswahl aus einer grossen Anzahl von Versuchsreihen. Im ganzen wurden 75 vergleichende Versuche an *Helianthus* und ca. 50 an *Phaseolus* und *Ricinus* angestellt, die alle dasselbe Resultat ergaben. Ich verzichte darauf, einen ausführlichen Bericht über Ergebnisse, die an anderen Pflanzen gewonnen wurden, anzuschliessen, da aus den obigen Versuchen schon zur Genüge hervorgeht, dass eine auffällige Verstärkung durch Zugwirkung nicht eintritt. Immerhin seien im folgenden noch einige weitere typische Beispiele an anderen Pflanzen anhangsweise mitgeteilt.

V. *Lupinus albus.*

Im Licht.

1.

Controllpfl. *A*.	Durchm. 2,5 mm,	zerriss bei	655 g.			
Belastete Pfl.	„ 2,5 „	belast. mit	186 „			
		zugefügt	91 „	am	3.	Tage,
		„	94 „	„	4.	„
		„	71 „	„	5.	„
		„	69 „	„	7.	„
		„	94 „	„	9.	„
		„	51 „	„	11.	„
	Durchm. 3,7 mm,	zerriss bei	1256 „	„	13.	„ .
Controllpfl. *B* 1.	„ 4,0 „	„ „	918 „	„	13.	„
„ *B* 2.	„ 4,0 „	„ „	920 „	„	13.	„

Dieser Versuch gab die ansehnlichste Verstärkung durch Belastung, die ich beobachtet habe; sie betrug nach 12tägiger Belastung gegenüber der Controllpflanze *B* ca. 300 g.

Lupinus albus.

Etiolirt.

2.

Controllpfl. *A*.	Durchm.	3,0 mm,	zerriss bei	612 g.				
Belastete Pfl.	„	3,0 „	belastet mit	329 „				
			zugefügt	103 „	am	2.	Tage,	
			„	135 „	„	3.	„	
			„	65 „	„	4.	„	
	Durchm.	3,0 „	zerriss bei	803 „	„	8.	„	.
Controllpfl. *B* 1.	„	3,4 „	„ „	720 „	„	8.	„	
„ *B*	„	4,5 „	„ „	620 „	„	8.	„	
„ *B* 3.	„	3,4 „	„ „	730 „	„	8.	„	.

3. Ebenso.

Controllpfl.	Durchm.	3,0 mm,	zerriss bei	412 g.				
Belastete Pfl.	„	3,0 „	belastet mit	109 „				
			zugefügt	69 „	am	2.	Tage,	
			„	250 „	„	3.	„	
			„	96 „	„	5.	„	
„ „	Durchm.	3,50 mm,	zerriss bei	1252 „	„	9.	„	.
Controllpfl. *B*.	„	3,4 „	„ „	1016 „	„	9.	„	.

Die Pflanzen im Dunkelzimmer müssen in kürzeren Zwischenräumen belastet werden, als die im Lichte, da das Wachsthum viel intensiver ist. Alle oben genannten Pflanzen rissen erst bei einem höheren Gewicht, als die Controllpflanzen *B*. Ich möchte auf diese Unterschiede jedoch keinen Werth legen, da sie durch individuelle Differenzen oder durch Nebenumstände verursacht sein könnten.

VI. *Mirabilis Jalapa.*

Im Gewächshaus am Licht.

1.

Controllpfl.	Durchm.	2,0 mm,	zerriss bei	419 g.			
Belastete Pfl.	„	2,0 „	belastet mit	83 „			
			zugefügt	69 „	am	2.	Tage,
			„	45 „	„	4.	„
			„	65 „	„	6.	„

Belastete Pfl.	Durchm.	0,2 mm,	zerriss bei	574 g	am 9. Tage.
Controllpfl. *B* 1.	„	2,1 „	„ „	476 „	„ 9. „
„ *B* 2.	„	1,9 „	„ „	476 „	„ 9. „ .

2. Ebenso.

Controllpfl. *A*.	Durchm.	2,6 mm,	zerriss bei	486 g.	
Belastete Pfl.	„	2,6 „	belastet mit	96 „	
			zugefügt	56 „	am 6. Tage,
			„	46 „	„ 8. „
„ „	Durchm.	2,8 „	zerriss bei	731 „	„ 12. „ .
Controllpfl. *B* 1.	„	2,8 „	„ „	635 „	„ 12. „
„ *B* 2.	„	2,2 „	„ „	673 „	„ 12. „ .

Dass individuelle Unterschiede vorkommen, zeigen die Controllpflanzen *B* der letzten Serie. Trotzdem *B* 2 einen um 0,6 mm geringeren Durchmesser hat, ist ihre Zerreissungsgrenze dieselbe wie bei *B* 1.

Einige Versuche wurden auch an Blattstielen der Primordialblätter, hauptsächlich an solchen von *Phaseolus multiflorus*, angestellt. Die Resultate waren ungefähr dieselben.

VII. Primordiale Blattstiele von *Phaseolus multiflorus*.

Im Gewächshaus.

1.

Controllpfl. *A*.	Durchm.	2,1 mm,	zerriss bei	242 g.	
Belastete Pfl.	„	2,1 „	belastet mit	78 „	
			zugefügt	72 „	am 2. Tage,
			„	38 „	„ 4. „
			„	31 „	„ 8. „
			„	45 „	„ 10. „
„ „	Durchm.	2,25 mm,	zerriss bei	625 „	„ 13. „ .
Controllpfl. *B*.	„	2,2 „	„ „	614 „	„ 13. „ .

2.

Controllpfl. *A*.	Durchm.	1,2 mm,	zerriss bei	279 g.	
Belastete Pfl.	„	1,2 „	belastet mit	61 „	
			zugefügt	47 „	am 3. Tage,
			„	56 „	„ 5. „
			„	67 „	„ 6. „
„ „	Durchm.	2,5 mm,	zerriss bei	711 „	„ 9. „ .
Controllpfl. *B*.	„	2,5 „	„ „	637 „	„ 9. „ .

VIII. *Cyperus.*

Schliesslich wurden zwei Species von *Cyperus*, und zwar *C. gracilis* und *C. alternifolius* denselben Versuchen unterworfen. Die Wachsthumszone liegt an der Basis der Stengel. Diese Pflanzen zeigen grosse Unterschiede in der Stärke der Stengel und in ihrer Zugfestigkeit. Bei *C. alternifolius* ist der Querschnitt ein Dreieck, bei *C. gracilis* ein Kreis. Wie bei anderen Pflanzen reissen die Stengel, wenn sie anfänglich zu stark belastet werden, nach längerer oder kürzerer Zeit nachträglich.

Cyperus gracilis.

Im Gewächshaus.

1.

Controllpfl. *A.*	Durchm. 1,6 mm,	zerriss bei	604 g.		
Belastete Pfl.	Dieselbe Grösse,	belastet mit	152 „		
		zugefügt	208 „	am	7. Tage,
„ „	Durchm. 1,6 mm,	zerriss bei	1900 „	„	11. „ .
Controllpfl. *B.*	„ 1,8 „	„ „	1500 „	„	11. „ .

Cyperus alternifolius.

Im Gewächshaus.

2.

Controllpfl. *A.*	Seiten d. Dreiecks 3,5, 3,6, 3,6 mm,	zerriss bei 2000 g.
Belastete Pfl.	Dieselbe Grösse und Höhe,	belast. mit 500 „
		zugefügt 500 g am 7. Tage,
		„ 500 „ „ 23. „
„ „	Seiten d. Dreiecks 4,5, 4,6, 5,3 mm,	zerriss bei 3000 g am 28. Tage.
Controllpfl. *B.*	„ „ „ 4,3, 4,0, 3,3 „	zerriss bei 3500 g am 28. Tage.

Im allgemeinen tritt nach meinen Versuchen keine Zunahme der Zugfestigkeit in Folge der Inanspruchnahme durch Zugspannung ein. Damit schliessen sich meine Resultate an diejenigen an, die Wiedersheim[1]) an Trauerbäumen, Vöchting[2]) an Sonnenblumen-

1) Wiedersheim, Einfluss d. Belastung auf d. Ausbildung von Holz- u. Bastkörper bei Trauerbäumen. Jahrb. f. wiss. Botan., 1902, Bd. XXXVIII, Heft 1.

2) Vöchting, Zur experimentalen Anatomie. Nachr. d. k. Gesellsch. d. Wiss. zu Göttingen, 1902, Heft 5.

und Wirsingstengeln, und v. Derschau[1]) ohne Contactreizung an den kletternden Blattstielen von *Solanum jasminoides* erhalten haben. Die Resultate Richter's[2]) sind etwas zweifelhaft, da er keinen Vergleich zwischen belasteten *Chara*-Pflanzen und unbelasteten von demselben Alter und derselben Grösse gegeben hat. Die Zunahme der Zugfestigkeit, die er beobachtete, ist möglicher Weise nicht grösser, als sie sich normal mit zunehmendem Alter einstellt.

Einfluss von Zug auf vorher horizontal gehaltene Objecte.

Die Untersuchungen von Elfving[3]), Wortmann[4]) und anderen haben gezeigt, dass, wenn man eine Pflanze horizontal legt und durch angehängte Gewichte an der geotropischen Aufrichtung verhindert, die Zellwände der oberseitigen Gewebe stark verdickt werden. Unter diesen Umständen schien es wahrscheinlich, dass Hand in Hand damit eine Zunahme der Zugfestigkeit gehen würde.

Um diese Frage zu entscheiden, wurden Keimlinge von *Phaseolus* in Töpfen horizontal gelegt und nach Elfving's Angabe genügend durch Gewichte gezogen, um die geotropische Krümmung thunlichst zu verhindern. Die kräftig wachsenden Pflanzen von *Phaseolus* und *Ricinus* können auf diese Weise nicht vollständig an der Krümmung verhindert werden. Sogar wenn man sie soweit belastet, dass sie beinahe aus der Erde gerissen werden, tritt noch ein gewisses Maass der Krümmung auf. Neben den belasteten Pflanzen wurden andere gleichgrosse und gleichaltrige unbelastet in aufrechter Stellung zur Controlle kultivirt.

Folgende Resultate zeigen, dass, selbst wenn eine einseitige Verdickung der Zellelemente eintritt, doch keine nennenswerthe Erhöhung der Zugfestigkeit zu bemerken ist. Nach später mitzutheilenden Beobachtungen könnte dies vielleicht daran liegen, dass die Zunahme in der oberen Hälfte durch das Dünnbleiben der Wandungen in der abwärts gewandten Hälfte aufgehoben wird.

---

1) v. Derschau, Einfluss von Contact und Zug auf rankende Blattstiele. Leipzig 1893.

2) Richter, Ueber Reactionen der Characeen auf äussere Einflüsse. Flora 1894, p. 418.

3) Elfving, l. c.

4) Wortmann, Zur Kenntniss der Reizbewegungen. Botan. Ztg. 1887, p. 819.

Helianthus gab folgende Resultate:

		Durchm.	riss bei
Pflanze 1	18 Tage alt, dann 9 Tage lang in horizontaler Lage mit 240 g belastet . . .	3,0 mm	820 g
Controllpflanze	derselben Grösse und desselben Alters, unbelastet, aufrecht		
a	. . . .	2,6 „	814 „
b	. . . .	2,2 „	667 „
c	. . . .	2,8 „	682 „
Pflanze 2	ebenso wie bei 1	2,4 „	750 „
Controllpflanze	gleich gross und gleich alt, aufrecht		
a	. . . .	2,6 „	883 „
b	. . . .	2,3 „	712 „
Pflanze 3	ebenso wie bei 1	2,9 „	976 „
Controllpflanze	gleich gross und gleich alt, aufrecht		
a	. . . .	2,3 „	1078 „
b	. . . .	2,2 „	729 „
Pflanze 4	ebenso wie bei 1	2,9 „	1045 „
Controllpflanze	gleich gross und gleich alt, aufrecht		
a	. . . .	2,4 „	796 „
b	. . . .	2,2 „	727 „
Pflanze 5	8 Tage alt, dann 6 Tage lang in horizontaler Lage mit 40 g belastet . . .	2,7 „	687 „
Controllpflanze	gleich gross und gleich alt, aufrecht . .	2,7 „	637 „
Pflanze 6	6 Tage alt, dann 6 Tage lang in horizontaler Lage mit 73 g belastet . . .	2,8 „	467 „
Controllpflanze	gleich alt, aufrecht		
a	. . . .	2,6 „	327 „
b	. . . .	2,3 „	405 „
c	. . . .	2,5 „	462 „

Phaseolus multiflorus.

	Im Beginne Länge ca. 4 cm, Durchm. 2,5 mm. 10 Tage lang in horizontaler Lage mit ca. 300 g belastet		
Pflanze 7	Länge 7,0 cm	3,8 mm	2,75 kg
Pflanze 8	„ 10,5 „	2,5 „	3,5 „
Controllpflanze	Gleich alt, aufrecht		
a	Länge 6,0 cm	2,8 „	2,15 „
b	„ 8,5 „	4,1 „	3,5 „
c	„ 8,0 „	3,5 „	3,25 „

Theil II.

Veränderungen in den Geweben.

Es bleibt noch die Frage übrig, ob Veränderungen in den Geweben von Pflanzen, die unter Zugspannung standen, vorkommen, und wenn dies der Fall ist, welcher Art sie sind. Die Spannung kann, wie in Theil I, entweder durch einen Längszug in der Richtung des Wachsthums wirken, oder aber auch bei abnormer Lage der Pflanze ausgeübt werden. Hegler[1]) hatte, wie schon oben erwähnt, grosse Veränderungen in den mechanischen Geweben gezogener Pflanzen constatirt.

A. Pflanzen, die in aufrechter Stellung gezogen wurden.

Die Pflanzen, von denen im folgenden die Rede sein wird, wurden histologisch untersucht, um zu bestimmen, ob eine Verdickung von Zellwänden, oder eine numerische Zunahme von Zellelementen stattfindet, wenn Zugwirkungen auf die Pflanze ausgeübt werden.

Freihandschnitte und Mikrotomschnitte wurden angefertigt. Die ersteren wurden mit Chlor-Zink-Jod gefärbt und gleich untersucht, die letzteren wurden mit einer wässerigen Lösung von Gentiana-Violett gefärbt und in Glycerin eingeschlossen, da Canada-Balsam eine mehr oder weniger starke Schrumpfung der Gewebe verursacht, besonders bei *Helianthus*. Dem Glycerin war etwas Ammoniak zugesetzt.

Helianthus annuus.

Hartbast erscheint in dieser Pflanze unter normalen Bedingungen, wenn sie etwa 14—15 Tage alt ist, in etiolirten Exemplaren selbst nach drei Wochen nur in Spuren. Nach der am Ende der vorigen Experimente angestellten Zerreissungsprobe wurden sofort Freihandschnitte angefertigt, mit Chlorzinkjod gefärbt und mit ähnlichen Schnitten normaler Pflanzen verglichen. In keinem Falle war eine qualitative oder quantitative Zunahme der Bast- und Collenchymzellen in den gezogenen Pflanzen nachweisbar. Ihre Gewebe waren in jeder Beziehung nicht von normalen zu unterscheiden.

1) Hegler, l. c., p. 689.

Helianthus gab folgende Resultate:

		Durchm.	riss bei
Pflanze 1	18 Tage alt, dann 9 Tage lang in horizontaler Lage mit 240 g belastet . . .	3,0 mm	820 g
Controllpflanze	derselben Grösse und desselben Alters, unbelastet, aufrecht		
a	. . . .	2,6 „	814 „
b	. . . .	2,2 „	667 „
c	. . . .	2,8 „	682 „
Pflanze 2	ebenso wie bei 1	2,4 „	750 „
Controllpflanze	gleich gross und gleich alt, aufrecht		
a	. . . .	2,6 „	883 „
b	. . . .	2,3 „	712 „
Pflanze 3	ebenso wie bei 1	2,9 „	976 „
Controllpflanze	gleich gross und gleich alt, aufrecht		
a	. . . .	2,3 „	1078 „
b	. . . .	2,2 „	729 „
Pflanze 4	ebenso wie bei 1	2,9 „	1045 „
Controllpflanze	gleich gross und gleich alt, aufrecht		
a	. . . .	2,4 „	796 „
b	. . . .	2,2 „	727 „
Pflanze 5	8 Tage alt, dann 6 Tage lang in horizontaler Lage mit 40 g belastet . . .	2,7 „	687 „
Controllpflanze	gleich gross und gleich alt, aufrecht . .	2,7 „	637 „
Pflanze 6	6 Tage alt, dann 6 Tage lang in horizontaler Lage mit 73 g belastet . . .	2,8 „	467 „
Controllpflanze	gleich alt, aufrecht		
a	. . . .	2,6 „	327 „
b	. . . .	2,3 „	405 „
c	. . . .	2,5 „	462 „

Phaseolus multiflorus.

	Im Beginne Länge ca. 4 cm, Durchm. 2,5 mm. 10 Tage lang in horizontaler Lage mit ca. 300 g belastet		
Pflanze 7	Länge 7,0 cm	3,8 mm	2,75 kg
Pflanze 8	„ 10,5 „	2,5 „	3,5 „
Controllpflanze	Gleich alt, aufrecht		
a	Länge 6,0 cm	2,8 „	2,15 „
b	„ 8,5 „	4,1 „	3,5 „
c	„ 8,0 „	3,5 „	3,25 „

Theil II.

Veränderungen in den Geweben.

Es bleibt noch die Frage übrig, ob Veränderungen in den Geweben von Pflanzen, die unter Zugspannung standen, vorkommen, und wenn dies der Fall ist, welcher Art sie sind. Die Spannung kann, wie in Theil I, entweder durch einen Längszug in der Richtung des Wachsthums wirken, oder aber auch bei abnormer Lage der Pflanze ausgeübt werden. Hegler[1]) hatte, wie schon oben erwähnt, grosse Veränderungen in den mechanischen Geweben gezogener Pflanzen constatirt.

A. Pflanzen, die in aufrechter Stellung gezogen wurden.

Die Pflanzen, von denen im folgenden die Rede sein wird, wurden histologisch untersucht, um zu bestimmen, ob eine Verdickung von Zellwänden, oder eine numerische Zunahme von Zellelementen stattfindet, wenn Zugwirkungen auf die Pflanze ausgeübt werden.

Freihandschnitte und Mikrotomschnitte wurden angefertigt. Die ersteren wurden mit Chlor-Zink-Jod gefärbt und gleich untersucht, die letzteren wurden mit einer wässerigen Lösung von Gentiana-Violett gefärbt und in Glycerin eingeschlossen, da Canada-Balsam eine mehr oder weniger starke Schrumpfung der Gewebe verursacht, besonders bei *Helianthus*. Dem Glycerin war etwas Ammoniak zugesetzt.

Helianthus annuus.

Hartbast erscheint in dieser Pflanze unter normalen Bedingungen, wenn sie etwa 14—15 Tage alt ist, in etiolirten Exemplaren selbst nach drei Wochen nur in Spuren. Nach der am Ende der vorigen Experimente angestellten Zerreissungsprobe wurden sofort Freihandschnitte angefertigt, mit Chlorzinkjod gefärbt und mit ähnlichen Schnitten normaler Pflanzen verglichen. In keinem Falle war eine qualitative oder quantitative Zunahme der Bast- und Collenchymzellen in den gezogenen Pflanzen nachweisbar. Ihre Gewebe waren in jeder Beziehung nicht von normalen zu unterscheiden.

1) Hegler, l. c., p. 689.

Helleborus niger.

Auch hier wurden Freihand- und Mikrotomschnitte angefertigt. Wie bekannt[1]), trifft man gewöhnlich bei dieser Pflanze keine Bastelemente an, nur gelegentlich kommen sie vor, entweder einzeln oder zu kleinen Gruppen von 4 oder 5 vereinigt, am Grunde der Blattstiele.

Eine Pflanze, welche 10 Wochen hindurch einem Zuge von 500 g ausgesetzt war, zeigte keinen nachweisbaren Unterschied im Collenchym und im Bast gegenüber normalen Pflanzen.

Phaseolus multiflorus.

In dieser Pflanze wird Hartbast schon ziemlich früh angelegt; er erscheint, wenn die Pflanze 4 oder 5 Tage alt ist. Der Gefässbündelring ist von einer Bastzone eingeschlossen. Gewisse Unterschiede in der Dicke der Bastzellen kommen normal in demselben Schnitte vor.

Eine Pflanze, welche 4 Wochen alt war, wurde 22 Tage hindurch mit 539 g belastet, die folgendermassen vertheilt waren: am 1. Tage 193 g, am 8. Tage + 175 g, am 14. Tage + 171 g. Sie zeigte keinen Unterschied gegenüber einer gleich alten und in unmittelbarer Nähe gewachsenen Pflanze.

Ricinus communis.

Wie bei den vorigen Pflanzen war auch in dieser nach Einwirkung von Zug weder eine quantitative noch eine qualitative Zunahme der Gewebselemente zu bemerken. Nur ein dicker Ring von Parenchymzellen hatte sich an der Anheftungsstelle der Schlinge entwickelt. Er war aber nicht eine Folge des Zuges, da derselbe Ring sich auch an den einfach strangulirten Pflanzen zeigte.

B. Pflanzen in abnormer Stellung.

Grosse Unterschiede in der Zellwanddicke von Bast und Collenchym treten jedoch auf, wenn die Pflanzen in abnorme Lage gebracht werden, und zwar mit oder ohne Zug, wenigstens was künstliche Belastung anbetrifft. Wortmann[2]) hat gezeigt, dass,

1) Küster, Flora 1900, p. 173. — Pfeffer, Pflanzenphysiologie 1901, Bd. 2, p. 148.

2) Wortmann, l. c.

wenn ein Sporangienträger von *Phycomyces* scharf gebogen wird, an der concaven Seite eine Verdickung der Zellwand auftritt. Bei der Untersuchung vielzelliger Organismen fand er, dass in dem Epikotyl von *Phaseolus,* wenn es horizontal gelegt und an der geotropischen Krümmung verhindert wird, die Wände der Collenchymzellen auf der oberen Seite in einigen Fällen „enorm" verdickt sind. Er ist der Ansicht, dass die Ursache dieser Verdickung in einem grösseren Plasmagehalt der Zellen der Oberseite läge, der seinerseits wieder eine Folge der Schwerkraft sein soll, eine Ansicht, die von Noll hinreichend widerlegt ist. Diese Verdickungen sollen nach Wortmann in der Rinde auftreten, und zwar nach 36—48 Stunden. Ausserdem fand er, dass die Mächtigkeit der Rindenschicht auf der Unterseite zunimmt, während die Wände hier dünn bleiben. Schon Sachs[1]) erwähnt den reicheren Plasmagehalt der Zellen der Concavseite bei der geotropischen Krümmung von Wurzelspitzen und Grasknoten, sowie bei gekrümmten Ranken. Schliesslich zeigte Elfving[2]), dass bei mechanischer Krümmung der Sporangienträger von *Phycomyces*, die er dadurch bewirkte, dass er sie gegen eine Glasplatte wachsen und so sich kräftig biegen liess, ebenfalls die concave Seite eine Anhäufung von Plasma und eine Verdickung der Membran aufwies. Er macht darauf aufmerksam, dass obige, von Wortmann der Wirkung der Schwerkraft zugeschriebenen Erscheinungen genau ebenso durch mechanische Mittel hervorgerufen werden könnten.

Weiterhin zeigte er, dass in einem mechanisch scharf gebogenen und auf dem Klinostaten der einseitigen Wirkung der Schwere entzogenen Stengel das Collenchym sich verdickt, und zwar in diesem Falle auf der convexen, also auf der unter Zugspannung stehenden Seite. Diese Verdickung führt er, ebenso wie die von Wortmann an künstlich horizontal gehaltenen Pflanzen beobachtete, auf eine Zugspannung der Gewebe zurück.

Eine ähnliche Verdickung tritt ein, wenn ein Stengel in einer Glasröhre oder durch Gips in horizontaler Lage festgehalten wird. Wie vorher erwähnt, ist es kaum möglich, Pflanzen, die sich wie *Phaseolus* und *Ricinus,* mit grosser Energie geotropisch krümmen, einfach durch Faden und Gewicht in einer genau horizontalen Lage zu halten. Selbst wenn extrem belastet, krümmen sich die Stengel etwas.

1) Sachs, Vorlesungen, p. 842.

2) Elfving, l. c.

Eine solche Zwangslage übt nun einen Einfluss auf die Ausbildung der Gewebe aus, und zwar zeigt es sich, dass auch der Bast, nicht nur das Collenchym, auf der Oberseite verdickte Membranen hat. Bei *Phaseolus* erscheint diese Verdickung sehr bald, oft schon nach 48 Stunden. Vergleicht man solche Querschnitte mit normalen, so erkennt man, dass in der That die Bastzellen der Oberseite gegenüber den normalen verdickt sind, diejenigen der Unterseite in der Entwickelung zurückgeblieben sind. Auch werden die Bastbündel durch Strahlen von parenchymatischen Zellen durchbrochen. An frischen mit Chlorzinkjod gefärbten Schnitten tritt in den verdickten Bastzellen eine scharfe, hellgelbe Linie hervor, die primäre Zellwand, und auf diese angelagert eine Schicht von tief orange gefärbter Masse, deren Dicke mit der Zeit, während welcher die Pflanze horizontal gehalten wurde, zunimmt.

Bei den Versuchen mit *Ricinus communis* hat sich weiter eine Zunahme in dem Volumen des Holztheils nach Verlauf von drei Wochen auf der Oberseite gezeigt.

Die Figuren 1 und 2, Taf. VI zeigen einen Querschnitt durch einen *Ricinus*-Stengel, welcher 28 Tage alt war und 21 Tage durch Gewichte in horizontaler Lage gehalten wurde, und zwar giebt Fig. 1 ein Bild der Rinde, des Bastes und des Holzes auf der Oberseite, Fig. 2 ein solches derselben Gewebe der Unterseite in demselben Schnitte. Diese Zeichnungen wurden genau mit der Abbé'schen Camera ausgeführt. Aus den Figuren geht weiter hervor, dass die Zahl der sich verdickenden Bastzellen auf der Oberseite im Vergleich mit der Zahl der sich in einem normalen Stengel entwickelnden verringert ist. Fig. 3, Taf. VI giebt einen Querschnitt durch einen gleichalten normalen Stengel an derselben Stelle. Dieser Schnitt zeigt auch, dass sich bei dem in abnormer Lage gehaltenen Stengel die Zellwände der Unterseite gegenüber den normalen minder entwickeln.

Um die Ursache dieser Verdickung der Bastzellen der Oberseite zu eruiren, wurden folgende Experimente angestellt.

Versuch I.

Das älteste Internodium einer ca. 30 cm langen Bohne oder das Hypokotyl von *Ricinus* wurden eingegipst. Im ersten Falle wurden die Blattstiele ober- und unterhalb des Internodiums mit

eingegipst, um ein Gleiten zu verhüten. Bei *Ricinus* kann ein Gleiten nicht vorkommen, da sich der Stengel nach oben ziemlich stark verjüngt. Das Ganze wurde horizontal gelegt. Nach 7—8 Tagen war die eingeschlossene Partie stets erheblich dünner als die angrenzenden Theile. Schnitte wurden ausgeführt durch den Stengel vor, in und hinter dem Gipsverbande. Alle Theile waren horizontal, die Partie hinter dem Gipsverbande hatte sich nicht geotropisch gekrümmt. Alle Schnitte zeigten eine deutliche Wandverdickung der Bastzellen und des Collenchyms der Oberseite. Die Fig. 6 und 7, Taf. VII stellen Zeichnungen dar von der Ober- und Unterseite eines Schnittes durch ein eingegipstes *Phaseolus*-Internodium, welches 7 Tage lang horizontal gelegen hat. Der eingegipste Theil war 14 cm lang und 2,5 mm dick. Die geotropische Krümmung war ungefähr 1 cm vor dem Gipsverbande eingetreten. In der Krümmungszone war ein Unterschied in der Dicke der Bastzellwände kaum zu bemerken, aber das Collenchym der Oberseite war stark verdickt. Diese Verdickung auf der Oberseite eingegipster, horizontaler Stengel wurde mehrfach in derselben Weise festgestellt. Ich befinde mich also wiederum im Widerspruch mit Hegler, welcher angegeben hat, dass eine solche Verdickung nicht eintritt.

Versuch II.

Ein junger Keimstengel von *Phaseolus multiflorus* wurde im basalen Theil horizontal gebogen und mittels eines Fadens so festgehalten, sodass zwei Biegungsstellen auftraten, die künstliche basale und die geotropische des künstlich in horizontale Lage gebrachten oberen Theiles. Beide zusammen bildeten ungefähr eine ~Form. Die Verdickung des Bastes trat auf der oberen also convexen Flanke der ersten Biegung, der Oberseite des horizontalen Stückes und der oberen, also concaven Flanke der geotropischen Krümmung ein. Die Bastzellen der unteren Seite waren dünner als in der normalen Pflanze. Dasselbe kommt bei *Ricinus*, *Vicia Faba* und *Cucurbita* vor.

Versuch III.

Keimlinge von *Phaseolus*, *Ricinus* und *Vicia*, 6 Tage alt, wurden ebenso wie im vorigen Versuche gewaltsam gebogen und auf dem Klinostaten wie bei Elfving an horizontaler Achse gedreht. Nach 5 oder 6 Tagen waren auf der convexen Seite dick-

wandige Bastzellen nachweisbar, während auf der anderen Seite keine verdickten Bastfasern gebildet waren.

Collenchym war noch schwach entwickelt und zeigte keine Unterschiede. Die Parenchym- und Rindenzellen waren auf der Ober- und Unterseite so gut wie gar nicht verschieden.

Elfving hatte nur gezeigt, dass so behandelte Pflanzen eine Verdickung der Collenchymzellen der convexen Seite aufweisen.

Versuch IV.

Wenn die basalen Stengelpartien schon so alt sind, dass sie sich nicht mehr krümmen können, so bedarf es keiner mechanischen Mittel, um sie horizontal zu halten. Trotzdem also keine künstliche Spannung wirkt, tritt doch die gewohnte Verdickung auf der Oberseite auf. Ein 10 cm langer und 3 mm dicker Keimling von *Phaseolus multiflorus* wurde horizontal gelegt. Er krümmte sich nur im oberen Teile. Nach 7 Tagen zeigten sich auf der Oberseite der horizontalen Stengelbasis Bastzellen, die stärker als die normalen unterseitigen Bastzellen entwickelt waren und die die charakteristische dicke Auflagerungslamelle aufwiesen. Eine noch ältere Pflanze, die aus Epikotyl und drei Internodien bestand, krümmte sich, als sie horizontal gelegt wurde, nur im jüngsten Internodium, die basalen Partien blieben gerade. Nach 7 Tagen waren die Bastzellen des geraden horizontalen Theiles auf der Oberseite stark verdickt. Da die Möglichkeit vorlag, dass sich dieser Unterschied mit der Zeit durch eine compensirende Verdickung der Unterseite wieder ausgleichen konnte, wurde eine Pflanze in horizontaler Lage während ca. 25 Tagen gehalten. Der Unterschied in der Verdickung der Bastzellen war jedoch ebenso gross geblieben.

Versuch V.

Pflanzen wurden horizontal gelegt und scharf nach abwärts über einen Glasstab mittels angehängter Gewichte gebogen. Hier zeigen die Bastzellen regelmässig bedeutende Verdickung auf der Oberseite des horizontalen Theiles. An der Krümmungsstelle tritt oft zwischen Holz und Mark auf der concaven Flanke und zwischen Bast und Parenchym auf der convexen Flanke eine scharf begrenzte, breite Linie auf, die sich mit Chlorzinkjod wie die Holzzellen färbt. Es machte den Eindruck, als ob diese Schicht aus zusammengedrückten, desorganisirten Zellreihen bestünde. Nur hier und da waren kleine dickwandige Zellen sichtbar. Ausserdem war

an der concaven Seite, aussen am Bast, eine lebhafte Theilung der angrenzenden Parenchymzellen eingetreten. Das ganze Gewebe erinnerte etwa an die Theilungen bei der Phellogenbildung in der Rinde.

Wie vorher, war die Zahl der verdickten Bastzellen der Oberseite kleiner als in der normalen Pflanze. Fig. 4 und 5, Taf. VI zeigen einen Querschnitt von einer Ricinuspflanze, 28 Tage alt, die an der Spitze 21 Tage lang horizontal über einen Glasstab abwärts gebogen war. Der Schnitt wurde 2 cm hinter der Berührungsstelle des Glasstabes nach der Wurzel zu gemacht; Fig. 4 giebt die Oberseite, Fig. 5 die Unterseite. Fig. 3 zeigt einen Theil aus einem Querschnitt von einer normalen, gleichartigen Controllpflanze, genommen von derselben Stelle. Die Zeichnung ist mit dem Abbeschen Zeichenapparat möglichst genau angefertigt. Eine deutliche Verdickung der Bastzellen, sowie eine Zunahme im Volumen des Holztheiles auf der Oberseite ist zu bemerken. Ferner ist die Zahl der sich ansehnlich verdickenden Zellen auf der Oberseite kleiner als in der normalen Pflanze. Die Zellen der Unterseite sind unverdickt geblieben.

Versuch VI.

Pflanzen von *Phaseolus*, *Ricinus* und *Vicia* wurden horizontal gelegt und 10 cm von der Basis künstlich rechtwinklig über einen Glasstab gebogen, diesmal jedoch in der horizontalen Ebene. In diesem Falle trat auf der gekrümmten, also der convexen Flanke keine Verdickung auf. Dagegen stellte sie sich auf der aufwärts gekehrten Hälfte in der üblichen Weise ein.

Versuch VII.

Bohnenpflanzen wurden in aufrechter Stellung über einen Glasstab gebogen, sodass die obere Partie horizontal stand, und in dieser Lage 8—14 Tage gehalten. Schnitte, die dann, in Abständen von 1 cm, von der Basis bis zu den ersten Blättchen gemacht wurden, zeigten, dass die Verdickung auf der Aussenseite etwa 1,5 cm unterhalb des Krümmungspunktes allmählich begann und sich über den ganzen horizontalen Theil auf der Oberseite fortsetzte. Am Krümmungspunkte, wo, wie gesagt, die Bastzellen der Oberseite schon ganz dickwandig waren, zeigten sich diejenigen der entgegengesetzten, dem Glasstabe anliegenden Flanke viel dünner, als etwas unterhalb an dem aufrechten Theil.

Die Zellen der concaven Flanke scheinen unentwickelt zu bleiben. Jenseits der Krümmung in dem horizontalen Theile waren die Bastzellen der Oberseite sehr viel dicker, als die der Unterseite, ein Unterschied, der im Collenchym nicht so ausgeprägt war.

Im basalen, verticalen Theile des Stengels waren die Bastzellen auf der Flanke, die nach dem Glasstabe zu gelegen war, überall dicker, als auf der gegenüberliegenden Flanke. Erst dicht an dem concaven Theil, etwa $^1/_2$—1 cm vom Glasstab entfernt, wurden sie allmählich dünner. Eine Erklärung für diese Erscheinung vermag ich nicht anzugeben.

Versuch VIII.

Pflanzen von *Ricinus* und *Phaseolus* mit einer Stengellänge bei *Ricinus* von ungefähr 20 cm und 14 Tage alt, bei *Phaseolus* von ca. 18 cm und 14 Tage alt, wurden invers aufgestellt und scharf rechtwinklig über einen Glasstab gebogen, sodass der obere Theil des Stengels horizontal stand. Es bestand also an der Krümmungsstelle eine starke Zugspannung der convexen Flanke. Nach kurzer Zeit krümmten sich natürlich die jüngsten Theile geotropisch, sodass wieder zwei Krümmungen vorhanden waren, *A* künstlich, nahe der Basis, *B* geotropisch, nahe der Spitze. In kurzen Abständen wurden Schnitte von der Basis bis zur Spitze angefertigt. Die Pflanzen waren gut entwickelt, die *Phaseolus*-Exemplare bestanden aus dem Epikotyl und 3—4 Internodien, die *Ricinus*-Pflanzen aus einem 12—15 cm langen, gut gewachsenen Hypokotyl. Der basale, invers gerichtete Theil zeigte keine Unterschiede der Gewebe auf den Flanken, auch gegenüber gleich alten normalen Stengeltheilen trat kein Unterschied hervor. In der Krümmungszone jedoch begann schon an der Contactstelle mit dem Glasstabe eine starke Verdickung der Bast- und Collenchymzellen der Oberseite (Concavseite), während auf der entgegengesetzten unter starker Zugspannung stehenden Flanke die Gewebe überhaupt nicht die typische Chlorzinkjodfärbung zeigten Hier muss also eine Reduction der Wanddicke eingetreten sein, denn 1—2 cm weiter aufwärts von der Krümmungszone färbten sich die Bastzellen normal und besassen auch normale Dicke. Die Bastzellen der Oberseite an dieser Stelle, wie überhaupt im ganzen horizontalen Theil waren jedoch erheblich dickwandiger, als die der Unterseite. Das Gleiche gilt für die Collenchymzellen. Bei der zweiten, der geotropischen Krümmung, war nur das Collenchym der Oberseite verdickt.

In diesem Falle müssen die Gewebe der convexen Flanke an der Krümmung *A* unter einer ziemlich erheblichen Zugspannung gestanden haben, während 10—20 Tage, ohne dass hier Zellwandverdickung auftrat. Diese zeigte sich jedoch auf der entgegengesetzten Flanke an der Contactstelle mit dem Glasstab, wo bei anderen Experimenten gewöhnlich die Zellwände dünner blieben.

Versuch IX.

Mit *Helleborus niger* wurden dieselben Versuche angestellt, wie mit *Phaseolus*. Künstliche Biegung, Zug in horizontaler und schräger Stellung etc. hatten, selbst wenn die Pflanzen wochenlang unter den Versuchsbedingungen gehalten wurden, keinen Einfluss auf die Entwicklung von Bastzellen, obwohl die üblichen Veränderungen im Collenchym auftraten.

Versuch X.

Zur weiteren Prüfung der Frage, inwieweit der Zug an der Zellwandverdickung betheiligt sei, wurde ein Apparat angewandt, der als „Schaukelapparat" bezeichnet werden möge. Dieser Apparat stellt ein einfaches grosses Uhrwerk mit grossem Pendel dar, mit dem ein verticaler Eisenstab an seinem unteren Ende verbunden ist. Dieser trägt an seinem oberen Ende eine Hülse zur Aufnahme des Topfes und macht, da er um einen Punkt zwischen seinen Enden drehbar ist, die Bewegungen des Pendels mit. Der Topf schwingt also hin und her. Die Länge des Bogens, durch welchen der Topf schwingt, kann durch Verstellung des Drehpunktes des eisernen Stabes leicht variirt werden. Wird dann die Pflanze mit einem Faden an einem in der Ebene der Schwingungen befindlichen Punkte so befestigt, dass der Faden gerade in dem Moment straff gespannt ist, wenn die Pflanze vertical steht, so wird auf diese Weise erreicht, dass der Stengel bei jedem zweiten Pendelschlage durch den sich spannenden Faden nach einer Seite gebogen wird. In der Zwischenzeit kann er sich dann wieder gerade strecken. Die Pflanze wird also rhythmisch nach einer Seite in derselben Ebene gebogen.

Phaseolus multiflorus, Ricinus communis, Cucurbita Pepo, Vicia Faba wurden zunächst auf den Apparat gesetzt, ohne sie in der angegebenen Weise an einen Faden zu befestigen. Diese kurzen Stengel erfahren durch die Schaukelbewegung nur geringe Biegung, selbst wenn sie durch einen ziemlich grossen Bogen hindurch

schwingen. Bei solchen Pflanzen liessen sich keine anatomischen und auch keine Wachsthumsdifferenzen gegenüber normalen Pflanzen nachweisen. Wenn jedoch die Pflanze so befestigt wird, dass sie periodisch nach einer Richtung gebogen wird, so ist stets auf der convex werdenden Flanke dieselbe Verdickung der Bastzellen zu beobachten, die in den vorhergehenden Experimenten auf der dauernd gekrümmten Convexseite auftritt. Für das Collenchym gilt das Gleiche. Zu bemerken ist, das nicht nur Spannungen in Frage kommen, sondern auch der umgebogene, parallelotrope Theil periodisch einem geotropischen Reiz ausgesetzt wird. Die Zellen der concaven Flanke blieben dünnwandig. Bei verschiedenen Pflanzen erschienen an der concaven Seite, an der Stelle der stärksten Biegung, dieselben erneuten Theilungen der aussen an den Bast grenzenden Parenchymzellen, wie ich sie schon beschrieben habe (siehe Fig. 8, Taf. VII). Fig. 9 zeigt den Querschnitt durch eine normale Pflanze.

Erwähnenswerth ist es, dass da, wo diese Zellvermehrung vor sich geht, die den Bast umgebende Stärkescheide verschwindet. Diese Erscheinung findet sich an beiden Seiten, wenn nach zwei Seiten gebogen wird. Wenn der Faden an der Pflanze dicht an den Kotyledonen befestigt und ein Biegen nach einer Seite eingeleitet wird, so krümmt sich der jüngste freie Theil des Stengels aufwärts, also entgegen der periodischen künstlichen Krümmung. Diese Krümmung ist augenscheinlich eine geotropische, da die Pflanze bei jeder Schwingung einseitig aus der geotropischen Ruhelage herausgebracht wird. Wenn nach zwei Richtungen gebogen wird, so werden die Gewebe verdickt im Vergleich zu den normalen, ein Unterschied der einzelnen Flanken ist jedoch nicht zu bemerken, alle Theile des Stengels scheinen gleich afficirt zu sein.

Knight[1]) befestigte junge Apfelbäume so, dass der Wind sie nur in der Richtung Nord—Süd biegen konnte. Nach Verlauf von langen Zeiträumen fand er, dass sich der Holzdurchmesser in der N—S-Richtung zu dem in der O—W-Richtung wie 13 : 11 verhielt.

Hartig[2]) beobachtete an Kiefern, die in der Natur einem beständigen Westwinde ausgesetzt waren, ein excentrisches Wachsthum der Jahresringe auf der Ostseite, also auf derjenigen Seite, die bei

1) Knight, Phil. Trans. 1803, II, p. 280; 1811, p. 217.

2) Hartig, Wachsthumsuntersuchungen an Fichten. Forstl.-naturwiss. Zeitschr., 2. Heft, 1896.

der Biegung des Baumes unter Druck stand. Die Zellen auf dieser Seite waren auch dickwandiger.

Andrerseits ist von Wiesner[1]) gezeigt worden, dass an Seitenzweigen von Pflanzen der Reiz der Schwerkraft zum Theil eine epitrophe, zum Theil eine hypotrophe Verdickung veranlasst.

Versuch XI.

Keimlinge von *Phaseolus* und *Ricinus* wurden einseitiger Beleuchtung ausgesetzt. Wenn dann die heliotropische Krümmung verhindert wurde, waren nach 7—8 Tagen auf der beleuchteten Seite die Collenchym- und Bastzellen dickwandiger als auf der entgegengesetzten Seite. So wurde z. B. ein Exemplar von *Phaseolus*, dessen Epikotyl ca. 75 cm und dessen erstes Internodium ca. 8 cm lang war, in einen Dunkelkasten gesetzt, in welchen durch einen Schlitz einseitig Licht einfiel; gerade oberhalb des obersten Blattpaares wurde das Gewicht, welches die Krümmung verhindern sollte, befestigt. Das Gewicht war anfangs 20 g, später 56 g. Nach 8 Tagen war die Pflanze zwar etwas etiolirt, aber doch vollkommen gerade. Mit Chlorzinkjod gefärbte Schnitte zeigten dickwandigere Bastzellen auf der beleuchteten Seite. Der Unterschied war, wenn man die theilweise Etiolirung berücksichtigt, ebenso auffallend, als bei den an der geotropischen Krümmung verhinderten Stengeln. In unserem Falle ist Geotropismus natürlich nicht ein Spiel, da die Pflanze aufrecht wuchs. Wohl aber ist eine Zugspannung vorhanden auf der beleuchteten Seite, was sofort deutlich wird, wenn man das Gewicht entfernt. Es erfolgt sofort eine Krümmung.

Discussion der Resultate.

Aus den oben mitgetheilten Thatsachen geht hervor, dass die Angaben Hegler's nicht zutreffen. Wir vermochten durch allmähliche Steigerung der Zugwirkung weder eine Zunahme der Zerreissungsfestigkeit zu bewirken noch Verdickungen im Gewebe hervorzurufen. Vielmehr hielten sich die Erfolge, die wir erzielten, innerhalb der zu erwartenden Schwankungen, indem unsere vergleichenden Versuche theils eine Zunahme, theils eine Abnahme der Festigkeit ergaben.

1) Wiesner, Ber. d. Deutsch. botan. Gesellsch., 1895, p. 481 ff.; 1896, p. 181 ff.

Im allgemeinen tritt innerhalb der Zeiträume, während welcher unsere Experimente abliefen, schon unter normalen Bedingungen eine Erhöhung der Tragfestigkeit ein, und zwar als natürliche Folge der Wandverdickungen oder des Dickenwachsthums, bezw. beider Factoren. Dass diese Zunahme ziemlich ansehnlich sein kann, zeigen die Versuche mit *Helleborus niger* (p. 317), wo die Zugfestigkeit von 833 g auf 2500 g während 22 Tagen anstieg, also um ca. 1700 g. Auch bei dem Epikotyl von *Phaseolus multiflorus* (p. 318) stieg sie von 975 g auf 5225 g während 21 Tagen.

Bei *Helianthus* ist die Steigerung ziemlich gering, ja zum Theil ist sogar eine deutliche Abnahme der Zerreissungsfestigkeit zu beobachten; so ergab z. B. der Versuch 6 (p. 314) eine Abnahme von 110 g in 10 Tagen. Eine solche wird vermuthlich dadurch erzielt, dass das Dickenwachsthum nicht erheblich ist, und der Gewebeverband durch Bildung von Intercellularen gelockert wird.

Worauf der Irrthum Hegler's beruht, der mit denselben Pflanzen und unter gleichen Bedingungen arbeitete, muss ich dahingestellt sein lassen. Unter den Versuchsobjecten befand sich auch *Helianthus*, deren Zerreissungsfestigkeit sich weder ohne noch mit Zug wesentlich ändert, sodass gerade in Bezug auf diese Pflanze die Resultate Hegler's gänzlich unverständlich sind.

Auch von anderen Autoren haben die Hegler'schen Resultate bei Versuchen an anderen Pflanzen keine Bestätigung gefunden. So vermochten Wiedersheim[1]) an Holzpflanzen und Vöchting[2]) an Sonnenblumen und Wirsing keine Erfolge im Sinne Hegler's zu erzielen. Auf die von Richter[3]) angegebenen positiven Erfolge an *Chara*, die nur nebenbei gewonnen wurden, ist nicht viel Gewicht zu legen.

Andererseits ist es jedoch keineswegs ausgeschlossen, dass in gewissen Fällen irgend eine mechanische Inanspruchnahme eine Erhöhung der Tragfähigkeit veranlasst. So fand Worgitzky[4]), dass Ranken, die eine Stütze erfasst haben, bei *Passiflora quadrangularis* 2mal, bei *Cucurbita Pepo* 13mal tragfähiger wurden als

1) Wiedersheim, Einfluss der Belastung auf die Ausbildung von Holz- und Bastkörper bei Trauerbäumen. Jahrb. f. wiss. Botan., 1902, Bd. XXXVIII, p. 41.

2) Vöchting, Zur experimentalen Anatomie. Nachr. d. K. Gesellsch. d. Wiss. zu Göttingen, 1902, Heft 5.

3) Richter, Ueber Reactionen der Characeen auf äussere Einflüsse. Flora 1894, p. 419.

4) Worgitzky, Vergleichende Anatomie der Ranken. Flora 1887, p. 46.

Ranken, die keine Stütze gefunden hatten. Doch ist hier unentschieden gelassen, in wie weit dieses Resultat durch Zugwirkung oder durch die Contactreizung veranlasst wird. Eine Hauptrolle spielt jedenfalls dieser Contactreiz bei der zum Theil ziemlich ansehnlichen Verstärkung der kletternden Blattstiele. Diese tritt allerdings nach v. Derschau wenigstens bis zu einem gewissen Grade auch dann ein, wenn der Contactreiz ausfällt, und durch Fixirung von Gewichten an der Blattlamina nur ein mechanischer Zug ausgeübt wird. Immerhin sind diese Versuche, die nicht als Hauptsache behandelt wurden, nicht ganz einwurfsfrei. In den Versuchen, wo gleichzeitig mit der Steigerung des Zuges auch der Contact gesteigert wurde, bleibt es fraglich, wie viel auf eine Zugwirkung entfällt, und wie viel etwa durch den intensiveren Contact verursacht wird.

Man wird aber annehmen dürfen, dass im allgemeinen eine ähnliche complicirte Correlativwirkung obwaltet, wie sie überall im Spiele ist, wenn eine allmähliche Ausbildung eines Organs in engsten Wechselbeziehungen zu dem ganzen Organismus vor sich geht. Dies trifft besonders für die Entwickelung der Fruchtstiele zu, die ja in enger correlativer Beziehung zur reifenden Frucht steht. Es wäre jedoch möglich, dass schon die Zunahme des Gewichtes bei einem Apfel oder einem Kürbis als Reiz wirkt und in regulatorischer Weise eine erhöhte Tragfähigkeit des Stieles veranlasst.

Dass es wirklich Reize giebt, welche die Ausbildung mechanischer Gewebe fördern können, ergiebt sich aus den von uns bestätigten Erfahrungen Wortmann's[1]) und Elfving's[2]), nach denen die Hemmung einer angestrebten geotropischen Krümmung, ferner gewaltsame Biegung, eine ziemlich ansehnliche einseitige Bildung von Collenchym, Bastfasern etc. bewirkt. Dabei wird kein neues Gewebe gebildet, sondern es handelt sich lediglich um eine gesteigerte Entwickelung von Gewebselementen, die ohnedies mit der Zeit entstehen. Da diese Förderung nur einseitig eintritt, so wird ein wesentlicher Unterschied zwischen der convexen und concaven Hälfte erzielt, der z. B. bei *Ricinus* und *Phaseolus* noch nach 3—4 Wochen erhalten war. Ob diese Differenz mit höherem Alter allmählich vermindert oder ausgeglichen wird, habe ich nicht unter-

1) Wortmann, l. c.
2) Elfving, l. c.

sucht. Wir haben auch bereits gehört, dass durch Krümmung sowie durch Hemmung der geotropischen Krümmung beim Blattstiel von *Helleborus niger* die Ausbildung von Hartbastfasern nicht verursacht werden konnte. Da aber einzelne Bastfasern in der Natur und zwar stets an einzelnen Blättern gefunden werden, so muss eine beschränkte Bildung durch eine bestimmte Constellation von Bedingungen angeregt werden.

Bei den Objecten, welche in Folge der Hemmung der geotropischen Krümmung einseitige Verdickung zeigten, war keine Zunahme der Tragfähigkeit zu bemerken, was wohl darauf hindeutet, dass die Ausbildung der Festigungselemente in der gegenüberliegenden Hälfte in entsprechendem Maasse zurückblieb. Vielleicht lässt sich aber durch künstliche Hervorrufung einer zweiseitigen Verdickung eine Steigerung der Zugfestigkeit erzielen.

Wie im vorigen bereits gesagt ist, können die einseitigen Verstärkungen durch verschiedene Anstösse veranlasst werden. Denn einmal entstehen sie durch mechanisches Einkrümmen auf der Convexseite, und zwar auch dann, wie schon Elfving[1]) zeigte, wenn die Schwerkraft am Klinostat eliminirt ist. Dann entstehen sie aber auch, und zwar auf der Oberseite, wenn eine angestrebte geotropische Krümmung durch Zug oder Widerlage verhindert wird. Dasselbe tritt ein, wie schon Wortmann[2]) fand und wir bestätigen konnten, wenn eine heliotropische Krümmung durch eine Widerlage unmöglich gemacht wird. Möglicher Weise wird also stets eine einseitige Verstärkung veranlasst, wenn irgend eine tropistische Krümmung verhindert wird. Diese Verstärkung trat aber auch ein, wenn Objecte im Gipsverbande dem Reize der Schwerkraft ausgesetzt wurden, also wenn zugleich die Ausführung einer Zuwachsbewegung unmöglich gemacht ist. Ich befinde mich hier wiederum im Gegensatze zu Hegler, nach dem unter diesen Umständen eine Verdickung unterbleiben soll. Der absolute Werth der Zellwandverdickungen ist in Gipsverband begreiflicher Weise etwas geringer, weil diese Verdickungen überhaupt bei Lichtentziehung merklich schwächer ausfallen. Uebrigens tritt diese Wandverdickung auf der Oberseite auch an horizontal gelegten jüngeren Stengeltheilen auf, die ihr Längenwachsthum eingestellt haben und nicht mehr krümmungsfähig sind.

---

1) Elfving, l. c.

2) Wortmann, Zur Kenntniss der Reizbewegungen. Botan. Ztg. 1887, p. 819.

Mit Rücksicht darauf, dass longitudinaler Zug, ohne Krümmung, keinen Effect hat, kann man sagen, dass bei mechanischer Einkrümmung die Spannung schlechthin nicht als ein Reiz wirken kann, durch den die Wandverdickungen auf der Convexseite veranlasst werden. Damit ist nicht ausgeschlossen, dass die Spannungsdifferenzen der antagonistischen Flanken als Reiz empfunden werden. Werden doch auch bei Beleuchtungsdifferenzen Reizungen ausgelöst, die nicht nach dem Erfolg bei diffuser Lichtwirkung bemessen werden können. Ebensogut ist es aber auch möglich, dass etwa die Beeinflussung der Leitung der Nährstoffe oder sonstige ungleiche Veränderungen auf beiden Seiten als Reiz wirken.

Andererseits wird die einseitige Verdickung der Zellwände durch die Schwerkraft veranlasst und zwar gerade dann am ansehnlichsten, wenn keine geotropische Krümmung eintritt. Wird letztere ausgeführt, so tritt geradezu eine Reduction der einseitigen Verdickungen ein, die sich allerdings bis zu einem gewissen Grade auch auf der zenithwärts liegenden, also beim Krümmen concav werdenden Flanke einstellen[1]), während die Zellwände der Convexseite zunächst eine gewisse Verdünnung erleiden können.

Obgleich an der negativ geotropisch reagirenden Partie beim Hemmen der Krümmung von der nach Verlängerung strebenden Unterseite ein mechanischer Zug auf die antagonistische Oberseite ausgeübt wird, so muss es aus gleichen Erwägungen, wie sie sich bei der Discussion der mechanischen Krümmung ergaben, auch hier zweifelhaft erscheinen, ob die Spannung der Reizfactor ist. Direct dagegen spricht, dass in ausgewachsenen Objecten, in denen eine solche Zerrung von seiten der unteren Hälfte jedenfalls sehr zurücktritt, ebenfalls die oberseitige Wandverdickung entsteht und ferner, dass dieser Effect auch in den eingegipsten Stengeln zu Stande kommt, obgleich die Zugwirkungen von seiten der Unterseite ausgeschlossen sind.

Eine befriedigende causale Aufklärung ist zur Zeit, ebenso wie bei anderen Reizvorgängen, unmöglich. Dieses gilt auch in Bezug auf die hypotrophischen oder epitrophischen Wachsthumsförderungen, die bei manchen Pflanzen durch den Schwerkraftreiz ausgelöst werden.

Wir haben also zwei verschiedene Reizanstösse kennen gelernt, die analoge Effecte erzielen, die sich aber naturgemäss auch combiniren können.

---

1) Noll, Arbeiten des Würzburger Instituts, 1888, Bd. III, p. 326.

So sind die Erfolge zu deuten, die eintreten, wenn ein gewaltsam gekrümmter Spross so aufgestellt wird, dass die Krümmungsebene horizontal zu liegen kommt. Unter diesen Umständen scheint nach dem mitgetheilten Versuche (No. VI, p. 331) die Reizwirkung der Schwerkraft zu dominiren, da allein die zenithwärts gewandte Flanke auffällige Zellwandverdickungen erfährt. Ein solcher Erfolg ist sehr wohl möglich, da bei physiologischen Processen die Resultante nicht einfach der Summation der isolirten Einzelwirkungen entspricht; vielmehr können sich erfahrungsgemäss die verschiedenen Factoren untereinander mannigfach beeinflussen und modificiren. Verschiebungen und Modificationen traten auch bei dem rhythmischen Ausbiegen nach zwei Seiten ins Spiel, insofern als in diesem Falle die Wandverdickungen nicht auf die beiden Flanken beschränkt bleiben, sondern auf die Seitenflanken übergreifen, sodass sich eine allseitige Zunahme der Zellwandverdickung ergiebt. Ob in diesem Falle die Tragfähigkeit der Stengel gesteigert wird, wurde nicht untersucht.

Am Schlusse dieser Arbeit angelangt, ist es mir eine angenehme Pflicht, Herrn Geh.-Rath Professor Dr. W. Pfeffer sowohl für die Anregung zu dieser Arbeit als auch für die mir während meiner Untersuchungen in liebenswürdigster Weise ertheilten Rathschläge und ebenso seinen Assistenten Herren Dr. P. Klemm und Dr. H. Miehe meinen herzlichsten Dank an dieser Stelle auszusprechen.

Figuren-Erklärung.

Sämmtliche Figuren wurden mit dem Abbe'schen Zeichenapparat gezeichnet und bei der Reproduction auf $^4/_5$ verkleinert. Vergrösserung stets 150.

Figur 1. Oberseite von einem Querschnitt durch einen Stengel von *Ricinus communis*, der 28 Tage alt und 21 Tage in horizontaler Lage durch Zug gehalten war. 5 cm Entfernung vom Boden.

Figur 2. Gegenüberliegende Unterseite von demselben Schnitt.

Figur 3. Theil aus einem Querschnitt eines gleichalterigen, normalen Stengels von *Ricinus communis*. Dieselbe Entfernung vom Boden.

Figur 4. Oberseite von einem Querschnitt durch einen gleichalterigen Stengel von *Ricinus communis*, der 21 Tage horizontal lag und gewaltsam über einen Glasstab nach abwärts gebogen war. 5 cm Entfernung vom Boden und 2 cm hinter der Berührungsstelle des Glasstabes nach der Wurzel zu.

Figur 5. Unterseite von demselben Schnitt.

Figur 6 Bast, Collenchym und Rinde aus der Oberseite eines 15 Tage alten Epikotyls von *Phaseolus multiflorus*, welches 7 Tage im Gipsverbande horizontal gelegen hat.

Figur 7. Dieselben Gewebe der Unterseite aus demselben Schnitt.

Figur 8. Schnitt durch einen 21 Tage alten Stengel von *Phaseolus multiflorus*, welcher 7 Tage auf dem Schaukelapparat nach zwei Richtungen gebogen wurde. Genommen vom Punkte der stärksten Krümmung. $P =$ cambiumartige Zelltheilung im Parenchym.

Figur 9. Theil aus einem Schnitt von einem gleichalterigen normalen *Phaseolus*-Stengel, an derselben Stelle gefertigt, wie bei dem vorigen Exemplar.

Inhalt
des vorliegenden 2. Heftes, Band XXXIX.

Seite

W. Ruhland. Studien über die Befruchtung der *Albugo Lepigoni* und einiger Peronosporeen. Mit Tafel II und III 135
Einleitung 135
I. *Albugo Lepigoni* 137
II. *Peronospora alsinearum* 144
III. *Sclerospora graminicola* 147
IV. *Plasmopara densa* 151
Allgemeine Erörterungen 153
Nachschrift 163
Literatur-Verzeichniss 163
Figuren-Erklärung 164

Enrico Pantanelli. Abhängigkeit der Sauerstoffausscheidung belichteter Pflanzen von äusseren Bedingungen. Mit Tafel IV—V und 9 Textfiguren 167
I. Wirkung intensiven Lichtes bei constantem CO_2-Gehalte der Umgebung 167
1. Historisches 167
2. Methodisches 172
3. Allgemeines Verhalten der Chloroplastenthätigkeit gegenüber dem Wechsel der Lichtintensität 176
4. Lage des Optimums 178
5. Lage des Maximums 180
6. Wirkungen der ultraoptimalen Lichtintensitäten 180
7. Ursächliches 184
II. Wirkung intensiven Lichtes bei wechselndem CO_2-Gehalte der Umgebung 190
1. Methodisches 190
2. Verschiebung des CO_2-Optimums unter der Einwirkung intensiven 192 Lichtes 192
3. Wirkung intensiven Lichtes bei abnormalem CO_2-Gehalte der Umgebung 176
III. Wirkung von Salzen mit besonderer Berücksichtigung der Lichtwirkung 199
1. Historisches 199
2. Methodisches 201
3. Wirkungen der einzelnen Salze 202
Versuche mit Kalisalpeter 202
Versuche mit Magnesiumsulfat 206
Versuche mit Kalisulfat 209
Versuche mit Trikaliumphosphat 210
Versuche mit Chlornatrium 213

Seite
Versuche mit Chlorkalium 214
Versuche mit Natronsalpeter 215
4. Ursächliches 216
IV. Einige Versuche mit Chinin 219
V. Resultate und Schlussbetrachtungen 224
Figuren-Erklärung 227

Th. Weevers. Die physiologische Bedeutung einiger Glykoside 229
Capitel I. Literatur und Methode 229
Capitel II. Ist Salicin ein Reservestoff? 238
Capitel III. Sind die Glykoside der Kastaniensamen Reservestoffe? . . . 243
Capitel IV. Die Spaltung des Salicins 249
Capitel V. Die Neubildung und der Transport des Salicins 255
Capitel VI. Das Populin der *Salix*-Arten 265
Zusammenfassung der Resultate 269
Literatur-Verzeichniss 271

Paul Kretzschmar. Ueber Entstehung und Ausbreitung der Protoplasmaströmung in Folge von Wundreiz. Mit 3 Textfiguren 273
Einleitung 273
Versuchspflanzen 275
Versuchsmethode 277
Entstehen der Plasmaströmung 298
Pflanzt sich der Reiz in allen Zellzügen gleichmässig fort? 280
Wie weit setzt sich der Reiz fort? 282
Wie schnell pflanzt sich der Reiz fort? 285
Wie lange hält der Reiz an? 295
Wie gestaltet sich der Reizrückgang? 297
Reizleitung in plasmolysirten Objecten 298
Wirkung des Wundreizes auf Keimpflanzen 299
Vergleich mit den durch Wundreiz bewirkten Umlagerungen des Protoplasmas 300
Zusammenfassung der Resultate 303

Oscar Melville Ball. Der Einfluss von Zug auf die Ausbildung von Festigungsgewebe. Mit Tafel VI und VII 305
Einleitung 305
Theil I. Zugfestigkeit 308
Einfluss von Zug auf vorher horizontal gehaltene Objecte 323
Theil II. Veränderungen in den Geweben 325
A. Pflanzen, die in aufrechter Stellung belastet wurden 325
B. Pflanzen in abnormer Stellung 326
Discussion der Resultate 335
Figuren-Erklärung 340

JAHRBÜCHER

für

wissenschaftliche Botanik

Begründet

von

Professor Dr. N. Pringsheim

herausgegeben

von

W. Pfeffer und **E. Strasburger**

Professor an der Universität Leipzig — Professor an der Universität Bonn

Neununddreissigster Band. Drittes Heft

Mit 3 Tafeln und 21 Textfiguren.

Leipzig

Verlag von Gebrüder Borntraeger

1903

Alle Zusendungen für die Redaction bittet man zu richten an **Professor Pfeffer in Leipzig (Botanisches Institut), — vom 1. August bis 20. September nur an Gebrüder Borntraeger in Berlin SW. 11, Dessauerstrasse 29**

Inhalt des vorliegenden Heftes.

Seite

Arthur Weisse. Untersuchungen über die Blattstellung an Cacteen und anderen Stamm-Succulenten, nebst allgemeinen Bemerkungen über die Anschlussverhältnisse am Scheitel. Mit Tafel VIII und IX 343

Hans Fitting. Weitere Untersuchungen zur Physiologie der Ranken nebst einigen neuen Versuchen über die Reizleitung bei *Mimosa*. Mit 21 Textfiguren . 424

F. Tobler. Ueber Eigenwachsthum der Zelle und Pflanzenform. Versuche und Studien an Meeresalgen. Mit Tafel X 523

Inhalt der vorhergehenden Hefte 1 u. 2, Band XXXIX.

Seite

W. Rothert. Ueber die Wirkung des Aethers und Chloroforms auf die Reizbewegungen der Mikroorganismen. Mit 2 Textfiguren 1

P. Sonntag. Ueber die mechanischen Eigenschaften des Roth- und Weissholzes der Fichte und anderer Nadelhölzer 71

Hans Bachmann. *Cyclotella bodanica* var. *lemanica* O. Müller im Vierwaldstättersee und ihre Auxosporenbildung. Botanische Untersuchungen des Vierwaldstättersees. Mit Tafel I und 3 Textfiguren 106

W. Ruhland. Studien über die Befruchtung der *Albugo Lepigoni* und einiger Peronosporeen. Mit Tafel II und III 135

Enrico Pantanelli. Abhängigkeit der Sauerstoffausscheidung belichteter Pflanzen von äusseren Bedingungen Mit Tafel IV—V und 9 Textfiguren . . . 167

Th. Weevers. Die physiologische Bedeutung einiger Glykoside 229

Paul Kretzschmar. Ueber Entstehung und Ausbreitung der Protoplasmaströmung in Folge von Wundreiz. Mit 3 Textfiguren 273

Oscar Melville Ball. Der Einfluss von Zug auf die Ausbildung von Festigungsgewebe. Mit Tafel VI und VII 305

Untersuchungen über die Blattstellung an Cacteen und anderen Stamm-Succulenten,

nebst allgemeinen Bemerkungen über die Anschluss-verhältnisse am Scheitel.

Von

Arthur Weisse.

Mit Tafel VIII u. IX.

Einleitung.

Im letzten Decennium ist eine verhältnissmässig grosse Anzahl von Arbeiten erschienen, die sich gegen denjenigen Theil der Schwendener'schen Blattstellungstheorie richten, der sich mit dem Anschluss der jüngsten Organe an die nächst älteren beschäftigt. Bald sollte bei dieser, bald bei jener Pflanze oder Pflanzengruppe der von Schwendener als allgemeine Erscheinung behauptete Contact fehlen; und immer wieder zeigte sich bei einer sorgfältigen Nachuntersuchung, dass die betreffenden Angaben irrig waren. Nur die dreikantigen Cacteen bilden in dieser Beziehung eine Ausnahme, indem bei ihnen Schwendener selbst das Fehlen wenigstens seitlichen Contactes anerkennen musste[1]). Dazu kämen eventuell auch noch die zweiflügeligen Cacteensprosse, für die Vöchting gleichfalls den Mangel seitlichen Contactes behauptet hat[2]), ohne dass bisher dieser Angabe von seiten der Anhänger der mechanischen Blattstellungstheorie widersprochen wurde. Nun ist zwar von Schwendener darauf hingewiesen worden, dass bei den kantigen Cacteen jedenfalls „die Rippenbildung, obschon sie unterhalb der obersten Blattanlagen beginnt, einen bestimmenden Einfluss auf die Vorgänge am Scheitel

1) S. Schwendener, Zur Kenntniss der Blattstellungen in gewundenen Zeilen (Sitzber. d. Acad. d. Wiss. zu Berlin, 1894, p. 974. — Ges. Botan. Mitth., I, p. 176).

2) Hermann Vöchting, Ueber die Bedeutung des Lichtes für die Gestaltung blattförmiger Cacteen. Zur Theorie der Blattstellungen (Jahrb. f. wiss. Botan., XXVI, 1894, Heft III, p. 37 des Sep.-Abdr.).

ausübt", und andererseits wurde durch Untersuchungen von Sachs[1]), Goebel[2]) und Vöchting[3]) festgestellt, dass dem Licht ein mehr oder weniger bedeutender Einfluss auf die Rippenbildung, und damit auch auf die Blattstellung, zukommt; doch blieb trotz alledem das nähere Wie dieses Einflusses unklar, und nach wie vor bilden diese extrem-anomalen Succulenten in der mechanischen Blattstellungstheorie eine unausgefüllte Lücke, die von den Gegnern dieser Theorie weidlich ausgenutzt worden ist.

Es war schon lange mein Wunsch, den Versuch zu machen, dieser wenig befriedigenden Lage durch ein erneutes Studium der in Frage kommenden Objecte ein Ende zu bereiten. Doch unterblieb diese Absicht bisher, einmal, weil mich andere Untersuchungen beschäftigten, dann aber auch, weil ich die Schwierigkeiten, günstiges Material zu erlangen, nur zu gut von den Untersuchungen Schwendener's her kannte, an denen mir seiner Zeit als Assistent theilzunehmen vergönnt war. Durch das freundliche Entgegenkommen von Herrn Professor Dr. K. Schumann wurde nun allerdings die letztgenannte Schwierigkeit auf ein Minimum reducirt. In selbstlosester Weise überliess mir derselbe zu eigenen Studien gezogenes, äusserst werthvolles Material und gestattete mir bereitwilligst die weitgehendste Benutzung der reichen Schätze des seiner speciellen Leitung unterstellten Succulentenquartiers des Königlichen Botanischen Gartens in Berlin, das dank der besonderen Fürsorge, die ihm Herr Geheimrath Prof. Dr. Engler zu Theil werden lässt, jetzt zu den grössten und besten Cacteensammlungen zählt, die überhaupt existiren. Auch an dieser Stelle möchte ich es nicht unterlassen, Herrn Prof. Schumann für die mir erwiesene Unterstützung meinen herzlichsten Dank auszusprechen.

Da die Zeit der Schwendener'schen Untersuchung in den Winter fiel, so erschien zunächst die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, dass in üppigem Wachsthum befindliche Scheitel dreikantiger Cacteen

---

1) Sachs, Ueber den Einfluss des Tageslichtes auf Neubildung und Entfaltung verschiedener Pflanzenorgane (Botan. Zeitung 1860. — Ges. Abh., I, p. 204). — Vorlesungen über Pflanzenphysiologie, II. Aufl. 1887, p. 535 und 545. — In „Flora", LXXVIII, 1894, p. 231 u. f.

2) K. Goebel, Pflanzenbiologische Schilderungen, I. Theil, Marburg, 1889, p. 67—108. — Ueber die Einwirkung des Lichtes auf die Gestaltung der Cacteen und anderer Pflanzen, I (Flora, 80, 1895, p. 96—116). — Organographie der Pflanzen, I. Theil, Jena, 1898, p. 213.

3) Vöchting in Jahrb. f. wiss. Botan., XXVI, 1894, p. 438.

in Bezug auf den Contact der jüngsten Organe abweichende Verhältnisse darbieten könnten. Ich überzeugte mich jedoch bald, dass dies nicht der Fall war. In allen Punkten, die sich auf den Contact beziehen, entsprach die Scheitelansicht von Sprossen, die zur Zeit ihrer günstigsten Entwickelung zur Untersuchung gelangten, durchaus den von Schwendener veröffentlichten Winteransichten[1]), und nur in mehr untergeordneten Punkten traten Unterschiede hervor. Nachdem ich so constatirt hatte, dass auch im Sommer die jüngsten Organe der dreikantigen Cacteen zweifellos ohne seitlichen Contact angelegt werden, ging ich zur Untersuchung von zweiflügeligen Sprossen über und fand, in Uebereinstimmung mit Vöchting, dass dieselben den Mangel des seitlichen Contactes in noch ausgesprochenerer Weise zeigen. Ich zog nun naturgemäss auch die vier- und mehrkantigen Cacteenformen in den Kreis der Untersuchung, um die weitere Frage zu entscheiden, ob bei diesen, die doch im allgemeinen seitlichen Contact besitzen, in Bezug auf die Blattstellungsverhältnisse wesentliche Verschiedenheiten zu bemerken wären. Da auch diese Frage verneint werden musste, so blieb nur die schon citirte von Schwendener ausgesprochene Vermuthung zu prüfen übrig, ob in der That bei den kantigen Cacteen der Rippenbildung ein nachweislicher Einfluss auf die Blattstellung zukommt. Hiermit war es aber gegeben, auch Repräsentanten der übrigen Cacteengruppen, welche keine Kanten bilden, zum Vergleich heranzuziehen. So erweiterte sich der Umfang der Arbeit, die zunächst als eine kurze Nachuntersuchung der zwei- und dreikantigen Formen gedacht war, immer mehr. Aber auch bei dieser Abgrenzung konnte es nicht sein Bewenden haben. Denn, nachdem sichere Anzeichen für die Wirksamkeit der Kantenbildung auf die Vorgänge am Stammscheitel bei den Cacteen gefunden waren, drängte sich die weitere Frage auf, ob nicht auch bei den übrigen, den Cacteen ähnlichen Stamm-Succulenten sich entsprechende Einflüsse geltend machen. So musste die Untersuchung schliesslich auch auf eine Anzahl von Euphorbien und Asclepiadeen ausgedehnt werden.

Wenn ich in der folgenden Darstellung für die Besprechung der Einzelbeobachtungen eine von dem entwickelten Gedankengang der Fragestellung abweichende Anordnung wähle, so hat dies seinen Grund darin, dass die Cacteen mit Rippenbildung, und unter ihnen

1) Schwendener, Ges. Botan. Mitth., I, Taf. IX, Fig. 1 u. 2.

wieder besonders die zwei- und dreikantigen Formen, gerade die weitgehendsten Anpassungen erfahren haben und daher nur wenig dazu geeignet erscheinen, an den Anfang der Untersuchung gestellt zu werden. Ferner besitzen auch die Sämlinge und Seitenachsen dieser Formen oft in dem Anfangsstadium Stellungsverhältnisse, die von dem späteren Verhalten wesentlich abweichen, sich dagegen in anderen Cacteengruppen ausschliesslich oder doch wenigstens vorwiegend wiederfinden. Es war auch hierauf bei der Anordnung Bedacht zu nehmen. Dass auch die systematische Reihenfolge, die sich doch in erster Linie auf die Blüthenverhältnisse stützt, nicht innegehalten werden konnte, bedarf wohl kaum der Erwähnung, wenn auch gerade bei den Cacteen den vegetativen Merkmalen bei der Eintheilung eine weitgehendere Berücksichtigung zugestanden wird, als dies sonst in der Systematik üblich ist. Die gewählte Anordnung schliesst sich dagegen, wenigstens bezüglich der Hauptgruppen, ziemlich eng an die Reihenfolge an, in der Goebel die Stamm-Succulenten in seinen „Pflanzenbiologischen Schilderungen“ behandelt hat[1]); nur stelle ich die Cacteen, die mein Hauptthema bilden, an den Anfang.

Es sei gleich hier bemerkt, dass sich die folgenden Untersuchungen im wesentlichen nur auf die vegetativen Achsen beziehen; die an den Blüthen zu beobachtenden Stellungsverhältnisse blieben gänzlich unberücksichtigt.

Bezüglich der gerade bei den Cacteen etwas verworrenen Nomenklatur folge ich der Schumann'schen Monographie[2]).

I. Cacteen.

Bei den meisten Cacteen sind bekanntlich die Laubblätter so weit reducirt, dass sie entweder mit blossem Auge nur eben als kleine Schüppchen wahrgenommen werden können, oder aber sie sind so klein und hinfällig, dass sie nur mikroskopisch am Stammscheitel nachweislich sind. Meistens treten dann aber frühzeitig eigenthümliche Axillargebilde, die Areolen, auf, oder aber es bilden sich mehr oder weniger deutliche „Blattkissen“, an denen die Stellung der Blätter auch an älteren Stämmen erkannt werden

1) K. Goebel, Pflanzenbiologische Schilderungen, I. Theil, Marburg, 1889, p. 54—108.

2) K. Schumann, Gesammtbeschreibung der Cacteen (Monographia Cactacearum). Neudamm, 1899.

kann. Eigentliche Laubblätter finden sich nur bei den Peireskien und einigen Opuntien, die in dieser Beziehung also die am wenigsten durch Anpassung modificirten Formen darstellen. Es erschien daher angezeigt, mit der Schilderung der Blattstellungsverhältnisse dieser Gruppen zu beginnen.

A. Cacteen mit cylindrischen Sprossen.

1. Peireskien.

Peireskia aculeata Mill.

Diese bei uns häufig kultivirte, bekanntlich gern als Unterlage für Veredelungen benutzte Pflanze wird von Schumann[1]) mit Recht allen anderen Peireskien, als zu einer besonderen Untergattung, *Eupeireskia*, gehörig, gegenübergestellt; denn sie allein hat einen von allen anderen Cacteen gleich auf den ersten Blick abweichenden, „normalen" Dikotylen entsprechenden Habitus[2]). Auch die Blattstellungsverhältnisse an den Zweigen dieses klimmenden Strauches sind im allgemeinen durchaus normal. Das von mir untersuchte Material wurde am 20. März 1903 einem unter hoher Temperatur gehaltenen Warmhause entnommen. Ich lasse zunächst die Beschreibung der einzelnen Beobachtungen folgen:

Zweig I. An dem 5 cm lang abgeschnittenen Spross, der einen Querschnitts-Durchmesser von 2—2 $^1/_2$ mm hatte, standen 12 entfaltete Blätter (theils Schuppen-, theils Laubblätter) in rechtsläufiger Spirale nach einer $^2/_5$ nahen Divergenz. Auch in der Endknospe setzte sich die rechtsläufige Spiralstellung in regelmässigem Anschluss fort; die Divergenz war hier ziemlich genau $^5/_{13}$. In Fig. 1, Taf. VIII ist der den Scheitel enthaltende Querschnitt[3]) abgebildet. Er weicht in Bezug auf die Contactverhältnisse in keiner Weise von dem Bilde ab, das gewöhnliche Dikotylenscheitel darzubieten pflegen. Allerdings stehen nur die Blattbasen der jüngeren Organe (No. 6—15 in der Fig.) buchstäblich in Contact;

1) Schumann, Monograph., p. 758 u. f.

2) Habitusbild bei Schumann, a. a. O., p. 759, Fig. 109.

3) Bezüglich der Präparation bemerke ich, dass es sich bei allen Succulenten als vortheilhaft herausgestellt hat, die Schnitte nicht von frischem, sondern von Alkoholmaterial herzustellen. Je nach der Dicke des Stammes liess ich die zu untersuchenden Objecte einige Tage oder mehrere Wochen in mässig verdünntem Alkohol liegen. Die beim Präpariren von Cacteenscheiteln sonst durch die Schleimabsonderung hervorgerufenen Schwierigkeiten werden dadurch vollkommen beseitigt.

bei den älteren (No. 0—5) treten die zu den einzelnen Blättern gehörigen primären Axillarproducte, die aus Dornen und Haaren zusammengesetzten Areolen, dazwischen; doch sind auch diese als Contactkörper mitzurechnen. Es verdient vielleicht hervorgehoben zu werden, dass hierin an sich nichts Ungewöhnliches liegt; liefern doch gerade bei den beliebtesten Objecten der Phyllotaxis, den gewiss als „normal" geltenden Compositenköpfchen, Axillarproducte, nämlich die Blüthenknospen, die eigentlichen Contactkörper.

Zweig II. 2 cm lang abgeschnitten, unten 2 mm dick. Auf drei Schuppenblätter (d. h. Blätter, deren Spreite nur 5—6 mm lang war) folgten vier wohl entwickelte Laubblätter (Spreite 25 bis 30 mm lang), dann ein die Endknospe einhüllendes Laubblatt; sie waren nach einer zwischen $^2/_5$ und $^3/_8$ liegenden Divergenz in linksläufiger Spirale angeordnet. Die Endknospe setzte die Stellung in regelmässiger Weise fort.

Zweig III. Der ca. 3 cm lang abgeschnittene Spross war am unteren Theile $2^1/_2$ mm dick. Auf zwei Blattnarben (0 und 1) folgten vier Schuppenblätter (2—5) dann sechs entfaltete Laubblätter (6—11) und schliesslich ein Laubblatt (12), das die Terminalknospe umschloss. In dieser waren noch vier weitere Laubblätter (13—16) ziemlich weit entwickelt, während die übrigen in der Knospe zu beobachtenden Laubblätter noch so klein waren, dass über ihre Natur (ob Laub- oder Schuppenblätter) nichts festzustellen war. Die Stellung der unteren Blätter des Zweiges war unregelmässig. Die Blätter 0 bis 3 folgten im allgemeinen einer rechtsläufigen Spirale. Während die Divergenzen zwischen 0 und 1 sowie zwischen 1 und 2 ungefähr 140° betrugen, divergirten die Blätter 2 und 3 nur um ca. 90°. Jetzt kehrte die Spirale um; Blatt 4 folgte in linksläufigem Sinne mit einer Divergenz von ca. 160°; die folgenden Blätter schlossen sich dann in regelmässiger Weise mit Divergenzen an, die dem Grenzwerth der Hauptreihe sich mehr und mehr näherten. Im oberen Theile des Sprosses und in der Endknospe betrug die Divergenz etwa $^5/_{13}$.

Einen Sämling der Pflanze konnte ich leider nicht untersuchen. Er dürfte übrigens in Bezug auf die Blattstellung nicht wesentlich von dem anderer Dikotylen abweichen. Nach Schumann beginnt er mit zwei sehr grossen, typischen Keimblättern[1]).

1) Schumann, Monograph., p. 2.

Ueber die Bildung von Axillarknospen hat Ganong[1]) nähere Untersuchungen angestellt, aus denen hervorgeht, dass auch *Peireskia* viele für die übrigen Cacteen charakteristische Besonderheiten mit diesen theilt. Er fand, dass an den Axillarknospen bald nach der Anlage zunächst auf der inneren (Stamm-) Seite lange Gebilde zum Vorschein kommen, welche mehrzellreihigen Haaren gleichen. Auf der äusseren (Blatt-) Seite entstehen kurz nacheinander zwei Anlagen, welche später zu Kletterdornen auswachsen. Durch schnelles Wachsthum des Stammes wird der Vegetationspunkt ausgestreckt, erzeugt in der Mitte Haare und geht hier in Dauergewebe über. Ein Ende des Vegetationspunktes (der zukünftige „äussere Punkt") bleibt auf der Basis des Tragblattes zurück, während das andere Ende (der zukünftige „innere Punkt") durch weiteres Wachsthum des Stammes weit von dem anderen stammscheitelwärts fortgetragen wird. Der mittlere Theil der Anlage wird allmählich von dem benachbarten Gewebe des Stammes überwölbt. Während der innere Punkt als ruhende Knospe lange Zeit ausdauert, erzeugt der äussere Punkt gewöhnlich nach den beiden Kletterdornen später noch andere (Schutzdornen), welche hier spiralig angelegt werden, nicht wie bei den meisten andern Cacteen dorsiventral. Häufig wächst aber der äussere Punkt auch ohne weitere Dornenbildung zu einem Ast aus. Wird dieser künstlich entfernt, so entwickelt sich sofort der innere Punkt zu einem neuen Zweige. Dass die früher meistens als „Stacheln" beschriebenen „Dornen" morphologisch Blättern entsprechen, geht aus Uebergängen zwischen beiden deutlich hervor.

Peireskia Bleo DC.

Diese von *P. grandifolia* Haw. nicht zu trennende Art besitzt verhältnissmässig dicke, stielrunde, dunkelgrüne Zweige und elliptische, etwas fleischige Blätter, sodass ihr Habitus schon mehr dem einer Succulenten entspricht[2]). Nach dem Abfall der Blätter wachsen aus den Areolen 3—8 braune Dornen hervor, welche bis 3 cm lang werden. An zwei mannshohen, etwa $2\,{}^1/_2$ cm dicken Stämmen zählte ich die Divergenz der Blätter bezw. Dornenbüschel

1) William Francis Ganong, Beiträge zur Kenntniss der Morphologie und Biologie der Cacteen (Flora, 79, Ergänzbd. z. Jahrg. 1894, p. 60 u. f.).

2) Vergl. K. Schumann, *Cactaceae* in Engler-Prantl, Natürliche Pflanzenfamilien, III, 6*a*, p. 204, Fig. 71, *A*.

zu $^{5}/_{13}$ ab. Nach einer Angabe von Wetterwald[1]) sollen dagegen die Blätter nach $^{2}/_{5}$ stehen. Da sich schon makroskopisch an den Endknospen der Contact der äusseren Blätter constatiren liess, hielt ich es für unnöthig, Stammspitzen dieser Pflanze für die mikroskopische Untersuchung zu opfern. Die Anlage der jungen Blätter dürfte wohl zweifellos in gewöhnlicher Weise vor sich gehen. Ueber die an den Achselknospen auftretenden Dornen haben Wetterwald[2]) und Goebel[3]) Untersuchungen angestellt, durch welche mir die Blattnatur dieser Organe sicher nachgewiesen zu sein scheint.

2. Cylinder-Opuntien.

Unter dieser Ueberschrift vereinige ich die Besprechung von Opuntien, deren Stämme einen kreisförmigen Querschnitt besitzen, gleichviel ob sie zu der systematischen Untergattung *Cylindropuntia* Eng. oder zur Untergattung *Tephrocactus* Web. gehören. Ich beginne mit der von mir genauer studirten:

Opuntia subulata Eng.

Diese von Engelmann[4]) zu *Peireskia* gestellte Art ist durch verhältnissmässig grosse (bis 12 cm lange und 6—7 mm breite) fleischige, linealisch zugespitzte Blätter von rundlichem Querschnitt ausgezeichnet. Die Pflanze ist strauchartig und reichverzweigt. Die Stammglieder sind fleischig und stellen die eigentlichen Assimilationsorgane dar, da die Blätter nur verhältnissmässig kurze Zeit erhalten bleiben[5]). Ein grosses, fast 2 m hohes Exemplar des Berliner Botanischen Gartens hatte einen über 5 cm dicken Hauptstamm. An diesem, sowie auch an den Zweigen standen die Dornbüschel sowie auch die Blätter selbst in spiraliger Anordnung, meistens nach der Divergenz $^{5}/_{13}$. Die Blätter (bezw. Areolen) werden von wenig hervortretenden „Blattkissen“ getragen, durch die der Stamm eigenthümlich gefeldert erscheint. Auf den morphologischen Werth dieser zur Vergrösserung der assimilirenden Ober-

1) Xaver Wetterwald, Blatt- und Sprossbildung bei Euphorbien und Cacteen (Nova Acta d. Ksl. Leop.-Carol. Deutsch. Acad. d. Naturf., LIII, No. 4, 1889, p. 415).

2) l. c., p. 416.

3) Goebel, Pflanzenbiolog. Schilderungen, I, p. 73.

4) Georg Engelmann in Gardner's Chronicle, 1883, I, p. 632.

5) Habitusbild bei Goebel, Pflanzenbiolog. Schilderungen, I, p. 72.

fläche dienenden Gebilde, die bei andern Arten, besonders aber bei den Mamillarien, viel grössere Höcker bilden, brauche ich nicht näher einzugehen; ich verweise diesbezüglich auf die Auseinandersetzungen von Goebel[1]), möchte aber nicht unterlassen, besonders zu bemerken, dass ich diesen Ausdruck ohne Rücksicht auf die bei seiner Bildung betheiligten Organe einfach als synonym mit „Höcker“ und „Mamille“ gebrauche.

Ich hatte Gelegenheit, einen ungefähr 1 Jahr alten Sämling dieser Pflanze im April 1903 näher zu untersuchen. Derselbe war etwas über 3 cm hoch, sein grösster Durchmesser betrug 12 mm. Die Stellung der ersten auf die Kotyledonen folgenden Blätter konnte nicht mehr genau festgestellt werden. Von den sicher zu beobachtenden Areolen zeigten die untersten 5 eine regellose Anordnung. Orientirt man das tiefststehende Blatt (0) nach vorn, so fiel Blatt 1 nach links-hinten, Blatt 2 nach rechts-hinten, 3 nach rechts-vorn; dann folgte aber Blatt 4 gerade hinten, 5 links, 6 rechts und ein wenig hinten, 7 gerade vorn, 8 links-hinten, 9 rechts und etwas vorn u. s. w. Es kam also von Blatt 5 an eine rechtsläufige Spirale zu Stande. Diese setzte sich an dem ganzen Spross, sowie auch in der Endknospe in regelmässiger Weise fort; die Divergenz entsprach $^5/_{13}$. In Fig. 2, Taf. VIII gebe ich den Stammscheitel im Querschnitt wieder. Man sieht deutlich, dass die jüngsten Organe mit den ihnen benachbarten nächst älteren in Contact stehen; Blatt 12 z. B. berührt 7 und 9, Blatt 11 die Organe 8, 9 und 6. Bald treten jedoch zwischen die Blätter Dornen und Haare, sodass von einem directen Contact der eigentlichen „Blätter“ nicht mehr gesprochen werden kann. Doch bleiben die sich frühzeitig bildenden „Blattkissen“ noch längere Zeit im Contact, wie sich zum Theil schon aus den einer tieferen Einstellung entsprechenden punktirten Conturen dieser Figur, ganz deutlich aber aus einem tiefer geführten Schnitt ergab, der im übrigen aber nichts Bemerkenswerthes aufwies, sodass seine Veröffentlichung unterbleiben kann.

Ein sehr ähnliches Verhalten, soweit es sich bei makroskopischer Untersuchung feststellen liess, fand ich bei folgenden Arten:

Opuntia imbricata DC.

Die cylindrischen Stammglieder sind bis 12 cm lang; sie erscheinen dadurch, dass die Blattkissen stark hervortreten, hoch

1) Goebel, Pflanzenbiolog. Schilderungen, I, p. 79.

gehöckert. Es lässt sich die Blattstellung an den Areolen leicht abzählen; sie entsprach in den untersuchten Fällen Divergenzen der Hauptreihe.

Opuntia cylindrica DC.

Die Mehrzahl der untersuchten, meist unverzweigten Exemplare zeigte spiralige Blattstellung mit einer dem Grenzwerth der Hauptreihe nahen Divergenz. Die 13er-Parastichen verliefen sehr steil, aber niemals genau senkrecht. An einem über 30 cm hohen und 2 ½ cm dicken Stamm beobachtete ich eine zur Reihe 3, 4, 7, 11 . . . gehörige Divergenz. Es hatten in diesem Falle die 11er-Parastichen eine sehr steile Lage. Der Stamm erscheint bei dieser Art mässig gefeldert.

Opuntia floccosa S.-D.

Die 2—3 cm langen Glieder sind cylindrisch bis keulenförmig. An ihnen treten die Blattkissen nur wenig hervor. Ich zählte an einem Spross eine Stellung der Hauptreihe, an einem andern eine solche der $^2/_7$-Reihe ab.

Opuntia vestita S.-D.

Die cylindrischen Stammglieder waren 1—1 ½ cm dick und bis 5 cm lang. Eigentliche Blattkissen sind nicht vorhanden. Die Areolen, die mit vielen langen Haaren bekleidet sind, stehen nach Divergenzen der Hauptreihe.

Opuntia Geissei R. A. Phil.

Die Glieder der beiden näher besichtigten Exemplare waren bis 10 cm lang und 3—4 cm dick. Die Blattkissen traten, ca. 1 ½ cm am Stamme herablaufend, deutlich hervor. Dieselben waren nach Divergenzen der Hauptreihe angeordnet.

Opuntia diademata Lem.

Der kleine, Rasen bildende Strauch besitzt eiförmige oder auch keulenförmige Zweige von 2 ½—3 ½ cm Länge und 2—3 cm Durchmesser, die mit warzenartigen Blattkissen bedeckt sind. Diese folgten, soweit ich beobachtet habe, stets einer Spiralstellung der Hauptreihe.

Opuntia ovata Pfeiff.

Von ähnlichem Wuchs. Die untersuchten Zweige waren 2—4 cm lang und 1 ½—2 cm dick. Die Blattkissen treten nicht

hervor. Die Areolen waren gleichfalls nach Divergenzen der Hauptreihe angeordnet.

Opuntia Pentlandii S.-D.

Auch diese Art besitzt eiförmige Glieder, die sich nach der Spitze hin meistens verjüngen. Sie werden bis 5 cm lang und 4 cm dick und sind stark gehöckert. Die beobachteten Stellungen der Areolen gehörten der Hauptreihe an.

3. Cylindrische Rhipsalideen.

Die Gruppe der *Rhipsalideae* P. DC. umfasst bekanntlich sehr mannigfaltig gestaltete Formen. An dieser Stelle sollen einige der stielrunde Glieder besitzenden Arten zur Besprechung kommen.

Rhipsalis cassytha Gärtn.

Von dieser pflanzengeographisch so interessanten Art untersuchte ich Sprosse von drei Exemplaren, von denen das eine aus Süd-Amerika, die beiden anderen aus verschiedenen Gebieten von Afrika stammen. Sie wurden am 11. April 1903 dem Warmhause entnommen.

Spross I. Der noch junge, im üppigsten Wachsthum befindliche Zweig war fadenförmig, unten 2, oben 1 mm dick und $4\frac{1}{2}$ cm lang. Die sehr kleinen Areolen standen im unteren Theil des Sprosses ganz unregelmässig: auf 4 Areolen, die eine rechtsläufige Spirale einzuleiten schienen, folgten zwei ziemlich genau decussirte Paare, darauf Blätter in linksläufiger Spirale mit zunächst noch sehr ungleichmässigen Divergenzen. In der Endknospe standen die Blätter gleichfalls in linksläufiger Spirale. Die Divergenz war auch hier nicht ganz regelmässig. Während an der einen Seite die 13er-Zeilen als Orthostichen gelten konnten, bildeten sie an der anderen Seite deutliche rechtsschiefe Schrägzeilen. Die Anlage der Blätter entspricht dem gewöhnlichen Verhalten. Die jüngsten Organe standen allgemein auf den 5er- und 8er-Parastichen, die älteren Blätter der Knospe gleichfalls auf den 5ern, zum Theil auch auf den 3ern, nur selten auch noch auf den 8ern in Contact. Auf dem in Scheitelhöhe geführten Querschnitt waren ungefähr 30 Blätter in der Knospenlage durchschnitten, und von diesen standen die etwa 20 inneren noch in buchstäblicher Berührung. Die relative Grösse der Blattanlagen ist, der ausserordentlichen Reduction dieser hinfälligen Organe entsprechend,

sehr klein. Da auch die Bildung von Blattkissen unterbleibt, so ist es erklärlich, dass eine wirklich regelmässige Spiralstellung nur an langen Zweigen zu Stande kommen kann. Die anfänglichen, bedeutenden Schwankungen der Divergenzen sind natürlich auch von der Basis des Sprosses, der Areole des Muttersprosses, abhängig. Da Unregelmässigkeiten am Grunde von Zweigen auch sonst zu den häufigsten Erscheinungen gehören, so unterliess ich es, diese Verhältnisse auch bei dieser Art näher zu untersuchen.

Spross II. An dem 6 cm langen, unten $2\frac{1}{2}$ mm dicken Zweige standen etwa 25 Areolen in regelloser Stellung. Die Endknospe war abgestorben.

Spross III. Ein $5\frac{1}{2}$ cm langer Haupttrieb mit 2 Axillarsprossen. Der Mutterzweig war $2\frac{1}{2}$—3 mm dick. Die untersten 6 Areolen folgten einer rechtsläufigen Spirale. Die Divergenzen entsprachen zuerst etwa $^2/_7$, wurden dann aber grösser. Organ 7 stand Blatt 6 ziemlich genau opponirt und auf ungefähr gleicher Höhe, dann begann eine linksläufige Spiralstellung mit noch schwankenden Divergenzen. Die Spitze des Sprosses war abgestorben.

Aus den beiden obersten noch entwickelten Areolen war je ein Axillarzweig hervorgesprossen. Der eine derselben war 4 cm lang und etwa 2 mm dick. Die Stellung der untersten Blätter (bezw. Areolen) war undeutlich, die der folgenden zunächst unregelmässig spiralig. Nach 2 auf gleicher Höhe und ungefähr opponirt stehenden Blättern kehrte die Wendung der Spirale um.

Auch der zweite Axillartrieb zeigte ein ganz ähnliches Verhalten. Auf Areolen, die in linksläufiger Spirale mit ungleichen Divergenzen standen, folgten zwei in gleicher Höhe inserirte Blätter, die jedoch nicht opponirt waren. An diese schlossen sich Blätter in rechtsläufig spiraliger Anordnung an. Auch am Ende des Triebes waren die Divergenzen noch ungleichmässig.

Rhipsalis foveolata Web.

An den 3—4 mm dicken, stielrunden Sprossen treten die Areolen nur wenig hervor. Ihre Anordnung war zum Theil regellos, zum Theil spiralig mit schwankenden Divergenzen.

Rhipsalis grandiflora Haw.

Die Zweige sind cylindrisch, 5—10 mm dick und 5—15 cm lang. Die Areolen sind eingesenkt, von sehr kleinen Schuppen-

blättchen gestützt. An einem der untersuchten Sprosse waren die Blätter ziemlich genau nach der $^2/_5$-Stellung angeordnet. An anderen Sprossen war dagegen die Blattstellung sehr unregelmässig. Mehrfach traten vereinzelte Blattpaare auf, deren Glieder aber nur selten genau opponirt erschienen.

Rhipsalis Suareziana Web.

Die Pflanze besitzt stielrunde, kaum $2\,^1/_2$ mm dicke Langtriebe und etwa ebenso dicke Kurztriebe, die z. Th. spindelförmig, z. Th. aber auch vier- und fünfkantig sind. An letzteren ist die Blattstellung, der Kantenzahl entsprechend, entweder zweigliedrig decussirt oder spiralig nach der Divergenz $^2/_5$. An den cylindrischen Sprossen, die uns an dieser Stelle allein interessiren, zeigten die Areolen stets spiralige Anordnung. Die Divergenz war bald $^2/_5$, bald eine höhere der Hauptreihe.

Rhipsalis biformis Lab.

Auch diese Art besitzt Zweige von zweierlei Gestalt, nämlich Flachsprosse mit zweizeiliger Anordnung der Areolen und stielrunde Langtriebe mit spiraliger Blattstellung. An einem der letzteren beobachtete ich die Divergenz $^3/_8$, an anderen eine zwischen $^2/_5$ und $^3/_8$ liegende, zum Theil ziemlich genau $^5/_{13}$ entsprechende Divergenz.

Rhipsalis mesembrianthemoides Haw.

Die fadenförmigen Langtriebe zeigten sehr unregelmässige, im allgemeinen spiralige Blattstellungen. Die zahlreichen ellipsoidischen Kurztriebe[1]) wiesen eine regelmässigere Spiralstellung der Areolen auf.

Hariota salicornoides DC.

Die Pflanze entwickelt in der Jugend zahlreiche cereiforme Glieder. Dagegen sind die Zweige älterer Exemplare stielrund, keulen- oder flaschenförmig, oft in einen sehr verdünnten, festen Stiel zusammengezogen. An diesen Zweigen beobachtete ich ziemlich wechselnde Blattstellungen, häufig Spiralstellungen mit der ungefähren Divergenz $^2/_5$.

1) Habitusbild bei Schumann, Monographie, p. 633, Fig. 98, *G*.

B. Flachsprossbildende Opuntien.

Bei den zur Untergattung *Platyopuntia* Eng. gehörigen Arten sind bekanntlich die Zweige als Flachsprosse ausgebildet, die physiologisch die durch Reduction als Assimilationsorgane verloren gegangenen Blätter ersetzen. Es ist für die Opuntien charakteristisch, dass die Abflachung der Sprosse ohne Rücksicht auf die Blattstellung stattfindet. Die Areolen befinden sich daher sowohl auf den Kanten bezw. Schmalseiten, als auch auf den Breitseiten der Sprosse. Die Abflachung ist bei den einzelnen Arten von sehr verschiedenem Grade: bald nähern sich die Sprosse denen der Cylinderopuntien, indem ihr Querschnitt eine Ellipse mit nur geringer Excentricität darstellt, bald übertrifft der grosse Durchmesser des Querschnitts den kleinen um ein Vielfaches, sodass die Sprosse ganz das Aussehen von fleischigen Blättern annehmen. Bei *Opuntia brasiliensis* Haw. sind nur die Zweige Flachsprosse, der Hauptstamm des Baumes ist cylindrisch gebaut.

Wie aus den interessanten Versuchen Goebel's[1]) hervorgeht, wird die Ausbildung der Flachsprosse der Opuntien im wesentlichen durch das Licht bedingt. Doch verhalten sich die einzelnen Arten, wie es scheint, betreffs der Lichtwirkung verschieden. So bildeten nach den Untersuchungen von Goebel *Opuntia leucotrichia* DC., *Opuntia dejecta* S.-D. (= *Nopalea dejecta* S.-D.) u. a. im Dunkeln annähernd cylindrische Sprosse, die, ans Licht gebracht, als Flachsprosse weiterwuchsen. Die Flachsprosse anderer Arten zeigten im Dunkeln zwar eine sehr starke Breitenverminderung der neugebildeten Triebe, aber dieselben blieben flach.

Opuntia fragilis Haw.

Die Pflanze erinnert in der Tracht an *Opuntia ovata*, doch sind die eiförmigen Glieder nur selten von kreisförmigem Querschnitt, sondern meistens ein wenig abgeflacht. Schon mit blossem Auge erkennt man, dass die Scheitelregion drehrund ist, sodass die Abflachung auf die Anlage der Blätter nicht von Einfluss sein kann. Ich beobachtete an den Sprossen spiralige Blattstellung mit Divergenzen der Hauptreihe.

---

1) K. Goebel, Ueber die Einwirkung des Lichtes auf die Gestaltung der Cacteen und anderer Pflanzen, I (Flora 50, 1895, p. 96—116).

Opuntia Schwerinii K. Sch.

Auch diese Art hat Zweige, die nur mässig abgeflacht sind, ja zum Theil wohl noch als cylindrisch angesehen werden können. Sowohl die rothen, pfriemlichen, bald abfallenden Blätter, als auch die Areolen zeigen Spiralstellungen der Hauptreihe.

Opuntia tuna Mill.

Diese in warmen Ländern vielfach kultivirte Art hat einen strauchartigen Wuchs. Die älteren Glieder erscheinen nur mässig abgeflacht, während die jüngeren Auszweigungen ganz ausgesprochen blattähnliche Flachsprosse darstellen. Ich konnte von dieser Art zwei Sämlinge untersuchen, die am 27. Juni 1902 aus einem Treibkasten genommen wurden.

Sämling I. Derselbe war, von den Kotyledonen ab gerechnet, 65 mm lang und bis 19 mm breit, das hypokotyle Glied mass etwa 20 mm. Im untersten Theile war der Stamm noch stielrund, ging aber bald in einen deutlichen Flachspross über. In einer Höhe von 4 cm betrug der grosse Durchmesser des Querschnitts 18 mm, der kleine nur $4^1/_2$ mm. Die beiden eiförmigen Kotyledonen standen genau opponirt, der eine war 20 mm, der andere 16 mm lang. Hielt ich den Sämling so, dass das grössere Keimblatt gerade nach links gerichtet war, so fiel das 1. Laubblatt (bezw. seine Areole) nach links-hinten, Blatt 2 nach vorn und etwas links, Blatt 3 nach rechts und ein wenig hinten, 4 nach links und ein wenig hinten, 5 nach rechts-vorn, 6 gerade nach hinten, 7 nach links-vorn u. s. w. in linksläufiger Spiralstellung. Diese setzte sich auch an dem Flachspross fort. Nach dem Verlauf der Parastichen musste die $^{13}/_{34}$-Stellung angenommen werden, doch waren die Divergenzen, als Winkel gemessen, natürlich sehr ungleich, indem die Blätter auf den flachen Seiten des Sprosses weit auseinandergerückt erschienen, während sie an den Flanken relativ nahe standen. So wurden z. B. auf den 3er-Zeilen folgende Abstände gemessen: ungefähr in der Mitte einer flachen Seite zwischen Blatt 38 und 41 der Abstand zu 9 mm, desgl. zwischen Blatt 46 und 49 zu 8 mm, nahe der Flanke von Blatt 41 bis zu dem kurz vor der Kante stehenden Blatt 44 zu 6 mm, von diesem über die Kante hin fort bis Blatt 47 zu 4 mm. Am Sämling waren im ganzen über 80 Blätter entwickelt. Durch die Endknospe wurden Querschnitte angefertigt, die deutlich erkennen liessen, dass sich die linksläufige Spiralstellung in regelmässiger Weise bis zum

Scheitel fortsetzte. Die eigentliche Scheitelregion ist, wie dies schon Goebel[1]) für die Opuntien im allgemeinen erkannt hat, radiär gebaut, doch beginnt bei dieser Art die Abflachung schon sehr frühzeitig. Da der Scheitel dem Stamme etwas eingesenkt ist, erscheinen auf den Querschnitten die Flanken in tieferer Lage durchschnitten. Die Contactverhältnisse der jüngsten Anlagen entsprechen völlig denen, die ich oben bei *Opuntia subulata* angegeben habe. Im übrigen verweise ich auf die zu Sämling II gehörige Fig. 3, Taf. VIII. Aus der Betrachtung der Querschnitte geht deutlich hervor, dass das zur Flachsprossbildung führende ungleichseitige Dickenwachsthum ohne Beziehung zur Blattstellung steht.

Sämling II. Das Hypokotyl war 20 mm, der eigentliche Spross 67 mm lang. Der Stamm war am Grunde fast cylindrisch, zu $^3/_4$ seiner Länge aber ein entschiedener Flachspross, dessen grösste Breite 17 mm betrug. Von den beiden Kotyledonen war der eine abgetrocknet, der andere, noch wohl erhalten, war 17 mm lang. Die Blattstellung war am Grunde unregelmässig. Die Kotyledonen standen nicht genau opponirt. Dementsprechend fiel das erste Laubblatt nach der freieren Seite. Denkt man sich den Sämling so orientirt, dass die Kotyledonen nach links und rechts und das 1. Blatt gerade nach vorn gerichtet sind, so folgte Blatt 2 gerade hinten, Blatt 3 rechts-vorn, 4 links-vorn, 5 rechts-hinten, 6 links-hinten, 7 vorn und ein wenig rechts, 8 gerade hinten, 9 rechts und ein wenig vorn, 10 links, 11 hinten, 12 links-vorn, 13 rechts und ein wenig hinten u. s. w. Von Blatt 11 an kam so eine linksläufige Spiralstellung zu Stande. Die aus dem Verlauf der Parastichen abzuleitende Divergenz war dem Grenzwerth der Hauptreihe nahe. Als Orthostichen konnte man im mittleren Theile des Sprosses wohl die 21er, an einigen Stellen vielleicht noch besser die 34er ansehen, sodass die Divergenz zwischen $^8/_{21}$ und $^{13}/_{34}$ lag. Auch an diesem Sämling waren ungefähr 80 Blätter entwickelt. Die dann folgende Terminalknospe ergab im Querschnitt das in Fig. 3, Taf. VIII wiedergegebene Bild. Der Schnitt ist so geführt, dass nur eben die Kuppe des Scheitels fortgeschnitten ist. Auch am Scheitel setzte sich, wie man sieht, die linksläufige Spiralstellung in regelmässiger Weise fort. Von Blatt 17 ab aufwärts erschienen die Blätter bezw. Blattkissen entweder schon

1) Goebel, Pflanzenbiol. Schild. I, p. 75. — Ueb. die Einwirkg. d. Lichtes etc. (Flora 1895, p. 106).

in der Ebene der Zeichnung, oder aber bei tieferer Einstellung auf den 5er- und 8er-Zeilen in deutlicher Berührung. Im äusseren Theile des Schnittes ist dagegen der Contact zum Theil bereits aufgehoben. Das frühzeitige Eintreten des ungleichseitigen Dickenwachsthums ist aus der Zeichnung deutlich erkennbar.

Opuntia hyptiacantha Web.

Ein vorjähriger Sämling dieser baumartigen Opuntie wurde am 20. März 1903 in Alkohol gelegt und kam Anfang April zur Untersuchung. Er war ungefähr 70 mm lang und bis 16 mm breit. Am Grunde noch ungefähr stielrund, ging der Stamm bald in einen Flachspross über, dessen grosser Querdurchmesser den kleinen etwa um das Dreifache übertraf. Die Stellung der Kotyledonen und der ersten 3—4 darauf folgenden Blätter war nicht mehr sicher festzustellen. Die übrigen Areolen und Blätter standen in linksläufiger Spirale mit einer im allgemeinen dem Werthe $^{5}/_{18}$ nahen Divergenz. Im oberen Theile war die Stellung vielleicht noch genauer mit dem Bruche $^{8}/_{29}$ anzugeben. Es lag also eine der Nebenreihe 1, 3, 4, 7, 11, 18, 29 . . . . angehörige Stellung vor. Im ganzen waren an 60 Blätter entwickelt. Ein durch die Endknospe geführter Querschnitt ist in Fig. 4, Taf. VIII wiedergegeben. Die begonnene Blattstellung setzt sich in regelmässiger Weise fort. Zwischen den jüngsten Organen ist noch in der Ebene der Zeichnung, die dicht über dem Scheitel lag, auf den 4er- und 7er-Zeilen, zum Theil auch auf den 3ern Contact vorhanden, für die älteren Blätter trat der Contact erst bei tieferer Einstellung hervor. Selbstverständlich mussten bei diesen die ganzen, Blatt und Areolen tragenden Kissen als Contactorgane angesehen werden. Das ungleichmässige, die Abflachung bedingende Dickenwachsthum machte sich auf dem abgebildeten Querschnitt kaum bemerkbar, war aber auf einem tiefer liegenden Schnitte schon deutlich wahrzunehmen.

Opuntia Scheeri Web.

Die Glieder dieser reich verzweigten Art sind sehr ausgesprochene Flachsprosse. Gewöhnlich sind die Blätter an ihnen nach Divergenzen der Hauptreihe angeordnet. An einem Spross beobachtete ich aber auch im oberen Theile die zur Nebenreihe gehörige $^{3}/_{11}$-Stellung, während im unteren Theile des Gliedes die Areolen unregelmässige Stellungen darboten. Ein an diesem Gliede

hervorspriessender Axillartrieb von einigen Millimeter Länge zeigte noch keine Abflachung. Die ersten Blätter standen an ihm transversal, die übrigen folgten in spiraliger Anordnung mit Divergenzen, die der Hauptreihe entsprachen.

C. Cacteen mit Mamillenbildung.

Schon bei der Besprechung einiger Cylinderopuntien war auf warzenartige Erhebungen am Stamme hinzuweisen, die offenbar der Oberflächenvergrösserung dienen. Derartige, bei grösserem Umfange als „Mamillen" bezeichnete Hervorragungen sind für die Gattung *Mamillaria* charakteristisch, finden sich aber in noch ausgeprägterem Maasse bei *Leuchtenbergia principis* Hook. et Fisch. Sie erreichen hier eine beträchtliche Länge und ersetzen physiologisch vollkommen die gänzlich reducirten Blätter. Auch darin gleichen sie diesen, dass sie im Alter am Grunde von dem cylindrischen Stamme abfallen. Ueber ihre Anordnung habe ich keine genaueren Untersuchungen anstellen können. Nach Angabe von Schumann[1]) treten an älteren Exemplaren die 8er und 13er als Berührungszeilen auf, sodass also Stellungen der Hauptreihe vorliegen.

Wahrscheinlich ist die Ausbildung aller Mamillen vom Licht abhängig. Versuche, die Goebel mit *Opuntia arborescens* ausgeführt hat, zeigten, dass bei dieser Art bei Kultur im Dunkeln die Höckerbildung vollständig verschwindet. Die im Finstern kultivirten Mamillarien wuchsen aber so ausserordentlich langsam, dass sie als ungeeignete Objecte nicht weiter gezogen wurden. Doch vermuthet Goebel, dass bei raschwüchsigen Formen auch hier ein Verschwinden der Mamillenbildung im Finstern zu erreichen sein würde[2]).

Mamillaria centricirrha Lem.

An Exemplaren mittlerer Grösse treten, wie dies auch Schumann anführt[3]), die 8er und 13er als Contactzeilen der Mamillen auf. Organ 34 kommt ziemlich genau über 0 zu stehen, sodass also die Divergenz $^{13}/_{34}$ anzunehmen ist. An grösseren Exemplaren

1) Schumann, Monographie, p. 470. — Habitusbild Fig. 78 auf p. 471.

2) Goebel, Ueber die Einwirkung des Lichtes auf die Gestalt der Cacteen etc. (Flora, 1895, p. 106—107).

3) Schumann, Monographie, p. 579.

beobachtete ich mehrfach, dass die 13er- und 21er-Zeilen in Contact stehen. Die Divergenz nähert sich dann in noch höherem Maasse dem Grenzwerth. Auch die 34er-Zeilen verliefen dann noch deutlich schräg.

An vorjährigen Sämlingen, die ich im April 1903 untersuchte, standen im oberen Theile die 5er- und 8er-Zeilen in Contact. Die 13er näherten sich den Orthostichen. Die Keimpflanzen hatten zu jener Zeit einen Durchmesser von ca. 2 cm erreicht. Die Stellung der ersten Blätter war nicht mehr sicher festzustellen. Die untersten Areolen standen noch nicht auf Mamillen, sondern erst an den folgenden trat die Warzenbildung in allmählich zunehmendem Grade auf. Diese Eigenthümlichkeit ist auch sehr deutlich an der Abbildung einer jüngeren Keimpflanze sichtbar, die sich in den „Natürlichen Pflanzenfamilien" findet[1]).

Von der Spitze eines der genannten Sämlinge fertigte ich eine Serie von Querschnitten an. In Fig. 5, Taf. VIII ist ein Theil der Aufnahme desjenigen Schnittes reproducirt, der den Stammscheitel enthielt. Man ersieht aus der Abbildung, wie die Mamillenbildung sehr frühzeitig eintritt und wie sich die einzelnen Warzen in Folge des Contactes gegenseitig sehr stark abplatten. Das jüngste der angelegten Organe (No. 22) füllte die ihm zur Verfügung stehende Lücke zwischen den Organen 14 und 17 noch nicht völlig aus. Bei No. 21 war dies bereits der Fall.

Die Mamillarien liefern schöne Beispiele für das Fortschreiten der Contactzeilen bei zunehmender Grösse des Stammumfangs. Während an den Sämlingen unserer Art die 5er und 8er in Berührung stehen, sind bei Exemplaren mittlerer Grösse die 8er und 13er, bei noch grösseren Pflanzen die 13er und die 21er die Contactzeilen. Da die absolute Grösse der Mamillen, wie die Beobachtung lehrt, sich an den verschieden grossen Exemplaren nur wenig ändert, so ist es klar, dass bei zunehmender Grösse der Stammdicke die relative Grösse jener Organe abnehmen muss. Da ferner die Mamillen an ihrem Grunde zeitlebens im Contact bleiben, so sind hiermit die mechanischen Bedingungen für das Vorrücken der Contactzeilen[2]) gegeben.

---

1) K. Schumann, *Cactaceae* in Engler-Prantl, Natürliche Pflanzenfamilien, III, 6a, p. 170, Fig. 57, *F*.

2) Schwendener, Mechan. Theorie d. Blattstell., Leipzig 1878, p. 59 u. f.

Mamillaria carnea Zucc.

An einem ansehnlichen Exemplar dieser Art beobachtete ich, in Uebereinstimmung mit Schumann[1]), dass die 8er- und 13er-Zeilen in Berührung standen.

Mamillaria polythele Mart.

Ein Exemplar hatte 8er und 13er, ein anderes 13er und 21er zu Contactzeilen[2]). Im oberen Theile war die Stellung des einen Exemplars, wohl in Folge einer Beschädigung, unregelmässig.

Mamillaria dolichocentra Lem.

Wie auch Schumann angiebt[3]), stehen die Mamillen dieser Art auf den 13ern und 21ern in Berührung. Auch die 34er-Zeilen verliefen in den von mir beobachteten Fällen noch ziemlich stark schräg.

Mamillaria rhodantha Lk. et Otto.

Gewöhnlich sind auch bei dieser Art die 13er und 21er Contactzeilen[4]). An einem Exemplar fand ich die Mamillen auf den 11ern und 18ern in Berührung, sodass hier also eine Stellung der Nebenreihe 1, 3, 4, 7, 11, 18, 29 . . . . vorlag. In einem andern Falle war die Stellung unregelmässig: in linksläufiger Richtung konnten zwar 20 Contactzeilen abgezählt werden, in der entgegengesetzten Richtung waren jedoch nicht durchgehende Schrägzeilen vorhanden.

Mamillaria longimamma DC.

Die sehr langen Warzen, die denen von *Leuchtenbergia* an Grösse wohl gleichkommen, weisen, wie dies auch Schumann mittheilt[5]), die 5er und 8er als Berührungszeilen auf.

D. Cacteen mit Kantenbildung.

Ich behandele in diesem Abschnitt auch diejenigen Flachsprosse, bei denen die Blätter (bezw. Areolen) nur an den Kanten

1) Schumann, Monograph., p. 592.
2) Vergl. Schumann, l. c., p. 559.
3) Schumann, l. c., p. 558. — Habitusbild p. 558, Fig. 91.
4) Vergl. Schumann, l. c., p. 549.
5) Schumann, l. c., p. 508.

stehen. Da diese „geflügelten" Sprosse meistens an Species vorkommen, die auch Stämme mit drei oder mehr Kanten aufzuweisen haben, erschien eine Abtrennung von den übrigen „kantigen" Formen von vornherein als unzweckmässig. Aber auch die am Scheitel zu beobachtenden Verhältnisse liessen eine gemeinsame Besprechung geboten erscheinen.

Dass die Kanten- und Flügelbildung im wesentlichen durch das Licht bedingt wird, ist, wie schon in der Einleitung bemerkt wurde, durch die Untersuchungen von Sachs, Goebel und Vöchting sichergestellt. Besonders sind es die umfassenden Versuche des letztgenannten Forschers[1]), auf die ich in diesem Abschnitt wiederholt zurückzukommen haben werde.

1. Einige genauer untersuchte Arten mit geraden Kanten.

Rhipsalis cavernosa G. A. Lindb.

Das mir zur Verfügung stehende Exemplar war reich verzweigt und befand sich, ehe es am 27. Juni 1902 in Alkohol gelegt wurde, in einem Treibkasten in üppigstem Wachsthum. Die Zweige waren zum Theil geflügelt, zum Theil dreikantig.

Spross I. Der 49 mm lange Axillartrieb war von Grund auf zweiflügelig gebaut. Er liess eine undeutliche Gliederung in drei Abschnitte erkennen, die wohl durch günstigere und ungünstigere Vegetationsbedingungen hervorgerufen sein mögen. Eine ähnliche Gliederung fand sich auch bei den übrigen Zweigen. Der unterste Abschnitt war etwa 1 cm lang und an der breitesten Stelle 5 mm breit. Der Spross zog sich dann ein wenig zusammen. Der mittlere, etwa 3 cm lange Abschnitt erreichte eine höchste Breite von 12 mm. Der Zweig verringerte dann die Breite auf 4 $^1/_2$ mm. Der oberste etwa 1 cm lange Abschnitt wies zunächst eine geringe Breitenzunahme auf, verschmälerte sich dann aber nach dem Sprossende hin allmählich. Der Zweig war zum Muttertrieb so orientirt, dass die Flügel zu ihm transversal gerichtet waren. Die Blätter (bezw. Areolen) standen von Grund auf an den beiden Flanken des Sprosses in regelmässiger Alternation nach $^1/_2$ geordnet. An der einen Kante waren 19, an der andern 21 Blätter entwickelt;

---

1) Hermann Vöchting, Ueber die Bedeutung des Lichtes für die Gestaltung blattförmiger Cacteen. Zur Theorie der Blattstellungen (Jahrb. f. wiss. Botan., XXVI, 1894, p. 438 u. f.).

dann folgte die Endknospe. Fig. 6, Taf. VIII stellt einen Querschnitt durch dieselbe dar. Das mit 1 bezeichnete Blatt ist das 41. des ganzen Sprosses. Die Figur zeigt, dass die zweizeilige Blattstellung bis zum Scheitel hin regelmässig fortschreitet. Die Flügelbildung sowie auch die Anlage der Areolen tritt sehr frühzeitig ein. Das jüngste Blatt 7 wird daher nicht in directem Contact mit Blatt 5, sondern im Contact mit dem zu 5 gehörigen Achselproduct angelegt. Seitlicher Contact der Blätter war in der Höhe des Scheitels nirgends zu beobachten. Es bestätigt sich also durchaus die von Vöchting an einer andern Rhipsalidee, nämlich *Lepismium radicans*, gemachte Beobachtung[1]). Die Scheitelansicht bietet somit sehr wesentliche Abweichungen von dem gewöhnlichen Verhalten zweizeilig beblätterter Pflanzen dar. Das frühzeitige Heranwachsen der Axillargebilde hat schliesslich in der Blüthenregion vieler Gewächse sein Analogon. Aber das Zustandekommen einer zweizeiligen Blattstellung ohne seitlichen Contact der jungen Blätter ist mir von keiner andern Pflanzengruppe her bekannt. Es konnte bisher als Regel gelten, dass bei Pflanzen mit zweizeiliger Blattanordnung das nächst ältere Blatt mehr als die Hälfte des Stammes umfasst, bevor das folgende hervorspriesst, ein Verhalten, auf das schon Hofmeister[2]) hingewiesen, und dessen allgemeinere Bedeutung von Schumann[3]) und mir[4]) wiederholt hervorgehoben ist. Diese Regel trifft nun bei den zweikantigen Cacteen nicht zu. Es müssen daher hier ganz andere Factoren im Spiele sein, welche den Scheitel veranlassen, die Blätter in zwei Reihen geordnet hervorzubringen.

Ehe wir nach diesen suchen, dürfte es zweckmässig sein, dass wir uns noch einmal etwas genauer die Wirkung vergegenwärtigen, welche an „normalen“ Scheiteln durch die scheidenartige Ausbildung der Blattbasen bedingt wird. Dadurch, dass der Scheitel seitlich von den Rändern des letzten Blattes umfasst wird, erhält er, im Querschnitt betrachtet, die Form einer Ellipse, deren grosse

1) Vöchting, Ueber d. Bedeut. d. Lichtes etc. (Jahrb. f. wiss. Bot. XXVI, 1894, p. 37 des Sep.-Abdr.).

2) Wilh. Hofmeister, Allgem. Morphologie der Gewächse (Handbuch d. physiol. Botanik, I. Band, 2. Abth.), Leipzig 1868, p. 485.

3) Karl Schumann, Neue Untersuchungen über den Blüthenanschluss, Leipzig 1890, p. 501. — Morpholog. Studien, Heft I, Leipzig 1892, p. 101.

4) A. Weisse, Neue Beiträge zur mechanischen Blattstellungslehre (Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXVI, 1894, p. 273 und 293). — Ueber Veränderung der Blattstellung an aufstrebenden Axillarzweigen (Ber. d. Deutsch. botan. Ges., XVII, 1899, p. 348 u. f.)

Achse so gerichtet ist, dass sie von der Mitte des letzten Blattes zu der Mitte der gegenüberliegenden Lücke führt. Hierdurch aber ist die letztgenannte Stelle als Ort für die Anlage des folgenden Blattes gegeben, da sie vom Scheitelpunkt die grösste Entfernung besitzt. Das Wesentliche der Erscheinung liegt also darin, dass der Scheitel eine ellipsoidische Gestalt erhält; denn es ist eine wiederholt hervorgehobene Thatsache, dass in diesem Falle die jungen Organe an den Enden der grossen Achse angelegt werden[1]).

Trifft nun, wie wir sahen, die Hofmeister'sche Regel bei den zweiflügeligen Cacteen nicht zu, so fragt es sich weiter, ob wenigstens insofern eine Uebereinstimmung mit den „normalen" Pflanzen besteht, als auch bei ihnen der Scheitel im Querschnitt die Gestalt einer Ellipse besitzt. Diese Uebereinstimmung ist nun in der That vorhanden. So ist in dem Fig. 6, Taf. VIII gezeichneten Falle der Scheitel bei dem Hervorspriessen von Blatt 7 sicherlich von ellipsoidischer Gestalt gewesen; und zwar verhält sich hier die Länge der grossen Achse zu der der kleinen etwa wie 3 : 2.

Sehr deutlich zeigt die elliptische Querschnittsform des Scheitels auch eine Figur von Vöchting, die zu *Lepismium radicans* gehört[2]). In anderen Figuren hat Vöchting leider die Umgrenzung des Scheitels nicht angegeben[3]), doch ist es mir nicht zweifelhaft, dass auch in diesen Fällen der Scheitel eine ellipsoidische Gestalt besessen hat.

Wohlgemerkt kommt es nur darauf an, dass der Scheitel zur Zeit der Anlage des jüngstens Organes die elliptische Gestalt besitzt. Hat sich dieses eben erst differenzirt, wie es in Fig. 6 bei Blatt 7 der Fall ist, so kommt dem noch von Neubildungen freien Theile des Scheitels keineswegs jene Gestalt zu. Die Beobachtung lehrt nun aber, dass der Scheitel, wenn es zur Anlage des folgenden Blattes kommt, wiederum eine elliptische Umgrenzung angenommen hat. Es handelt sich somit nur noch darum, den Factor ausfindig zu machen, durch den diese Wiederherstellung der elliptischen Querschnittsform des Scheitels bedingt wird. Es kann wohl kaum zweifelhaft erscheinen, dass wir diesen irgendwie in der Flügelbildung des Stammes zu suchen haben. Nun haben allerdings

---

1) Schumann, Neue Unters. üb. d. Blüthenanschluss, p. 502. — Weisse, Neue Beiträge etc. (Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXVI, p. 275, 281 und 285).

2) Vöchting in Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXVI, 1894, Taf. XXIV, Fig. 6.

3) Vöchting, l. c., Taf. XXIV, Fig. 1 und Taf. XXV, Fig. 4.

sowohl Schwendener[1]) als auch Vöchting[2]) übereinstimmend nachgewiesen, dass nicht die Kantenbildung, sondern die Blattbildung das Primäre sei. In der That tritt eine neue Kante an Cacteensprossen nur da auf, wo eine neue Blattreihe auftritt, und ebenso erlischt eine Kante, wenn in der betreffenden Orthostiche keine weiteren Blätter gebildet werden. Andererseits ist es aber auch nicht zu verkennen, dass die im Anschluss an ein Blatt vor sich gehende Kantenbildung sich am Stamme nicht nur nach unten, sondern auch nach oben verfolgen lässt. Ich werde unten noch auf andere, dieses erhärtende Umstände hinzuweisen haben. Hier will ich nur an die leicht zu beobachtende Thatsache erinnern, dass niemals eine aufhörende Kante gerade mit dem letzten Blatt abschliesst, sondern dass die Kante stets ein Stück über dieses Blatt hinausläuft.

Einen besonders deutlichen Fall dieser Art giebt Fig. 15, Taf. IX wieder. Es trat hier die aufhörende Rippe noch 5 cm weit über dem letzten Blatte am Stamme hervor.

Die Kantenbildung stimmt mit der Mamillenbildung darin überein, dass sie eine locale, vom Blatte ausgehende Wucherung des Rindengewebes darstellt, und dass sie schon sehr frühzeitig an den noch im Knospenzustande befindlichen jungen Blättern beginnt. Während aber bei der Mamillenbildung diese Wucherung im allgemeinen nach allen Seiten gleichmässig eintritt, erstreckt sie sich bei der Kantenbildung ganz vorwiegend in Richtung der Orthostichen, und zwar nicht nur am Stamme herablaufend, sondern auch in ansteigender Richtung. Es wird somit an dem Scheitel der zweiflügeligen Sprosse ein Wachsthum inducirt, das ganz ebenso wirkt, als wenn auf den Scheitel in der Richtung der beiden Blattzeilen ein radialer Zug ausgeübt würde. Die Folge hiervon ist, dass der Scheitel nach jeder Blattbildung sehr bald wieder eine elliptische Umgrenzung annimmt und daher an der dem jüngsten Blatte gerade gegenüberliegenden Seite die folgende Neubildung hervorbringen muss. Man kann die zwischen Blatt- und Kantenbildung bestehende Correlation also kurz in den Satz zusammenfassen: Die Kantenbildung tritt nur im Anschluss an ein Blatt ein, bedingt aber ihrerseits die Stellung des darüberstehenden Blattes.

---

1) Schwendener, Ges. Botan. Mittheil., I, p. 176.

2) Vöchting in Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXVI, 1894, p. 33 u. 48 d. Sep.-Abdr.

Die hier vorgetragene Anschauung steht scheinbar mit Beobachtungen von Vöchting[1]) im Widerspruch. Dieser hat, „um ein möglichst genaues Bild der über den Blättern gelegenen Kuppe des Scheitels zu gewinnen, ... mit der Camera lucida Umrisszeichnungen sowohl des medianen, als des lateralen Längenschnittes zweizeiliger Sprosse hergestellt und dann bei durchfallendem Licht übereinander gelegt. Dabei fand sich, dass, wenn die Sprosse von gleicher Grösse waren, die Conturen der beiderlei Schnitte sich deckten, ferner, dass sie bei ungleicher Grösse denselben Verlauf hatten". Hieraus schliesst Verf., dass „der Scheitel stets die Gestalt einer Calotte von parabolischem Umriss" hat, „um deren Pol und Achse die Theile ringsum gleichmässig und symmetrisch angeordnet sind". Mit andern Worten, Vöchting fand, dass der Scheitel die Gestalt eines Rotationsparaboloides besass, während er nach meiner Darlegung, wenigstens zur Zeit der Anlage eines neuen Organes, die Gestalt eines elliptischen Paraboloides besitzen muss. Vielleicht hat Vöchting nun gerade derartige Stadien nicht getroffen. Doch scheint mir vor allem die von ihm angewandte Methode zur Entscheidung der Frage wenig zweckmässig zu sein, da immer die Schnitte zweier Objecte verglichen werden mussten, und es, wie ich mich überzeugte, äusserst schwer ist, zwei Scheitel zu finden, die wirklich gleiche Grösse und denselben Entwickelungszustand der jüngsten Blätter zeigen. Viel zuverlässiger als Längsschnitte erweisen sich nach meiner Erfahrung Querschnitte, da hier ein gelungener Schnitt eines Objectes genügt, um zu zeigen, ob der Scheitel eine kreisrunde oder elliptische Umgrenzung besitzt. Ich habe schon oben darauf hingewiesen, dass Vöchting selbst in seiner Fig. 6 auf Tafel XXIV einen Querschnitt abbildet, der die elliptische Umgrenzung deutlich gerade in dem Stadium zeigt, in dem die jüngste Blattanlage soeben angelegt wird. Wie die Querschnittsform des Scheitels oberhalb dieser jüngsten Anlage aussah, ist von Vöchting nicht gezeichnet, ist aber auch ganz gleichgültig, da es ja nur auf die Form während der Anlage ankommt.

Spross II. Derselbe war ein 46 mm langer, im allgemeinen zweiflügeliger Achseltrieb, und zwar waren die Flügel transversal zum Mutterzweig orientirt. Die grösste Breite des Sprosses betrug 11 mm. An diesem Zweige begann nicht, wie bei Spross I, die

1) Vöchting in Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXVI, p. 38 u. 39 des Sep.-Abdr.

Blattstellung sogleich zweizeilig, sondern auf zwei links und rechts gestellte Blätter folgte Blatt 3 hinten und ein wenig links, Blatt 4 links-vorn, dann aber Blatt 5 rechts, 6 links u. s. w. in zweizeiliger Anordnung. Ich möchte hervorheben, dass der Spross am Grunde stielrund war und erst mit den Blättern 4 und 5 die Kantenbildung begann. An jedem Flügel des Sprosses waren etwa 20 Blätter entwickelt. Durch den Stammscheitel wurden Längsschnitte gelegt, die parallel zu der die beiden Flügel verbindenden Mediane verliefen. Auf einem dieser tangential geführten Schnitte konnte deutlich beobachtet werden, dass das dritt- und viertjüngste Blatt oberhalb der Insertionsstellen auch in seitlichem Contact standen. Die beiden Blätter befanden sich hier in einer ähnlichen Ausbildung, wie sie Vöchting in seiner mehrfach citirten Arbeit für *Lepismium radicans* in Fig. 1 auf Taf. XXIV abbildet. Ich stimme auch mit Vöchting darin überein, dass diesem Contact ein directer Einfluss auf die Anlagen am Scheitel nicht zukommen kann[1]. Immerhin kann er für die Blattstellung aber insofern in Betracht kommen, als er bei beginnender zweizeiliger Anordnung regulirend einwirken kann. Man beobachtet oft, dass bei einem Wechsel der Stellung die beiden Flügel zunächst nicht genau um 180° divergiren, sondern nach einer Seite genähert erscheinen. Auf dieser Seite wird dann natürlich der Contact der betreffenden Blätter stärker als auf der entgegengesetzten Seite sein und kann so eine Druckwirkung ausüben, die allmählich zu der genauen Gegenüberstellung der beiden Flügel führt. Doch dürften bei dem Zustandekommen dieser Erscheinung auch Beleuchtungsverhältnisse mitspielen.

Spross III. Ein 29 mm langer Axillarspross. Am Grunde war derselbe 3 mm weit stielrund und trug hier einige Blätter in einer der $^2/_5$-Stellung nahe kommenden, aber nicht ganz regelmässigen Anordnung. Der Spross nahm sodann eine dreikantige Gestalt an. Er zeigte eine deutliche Gliederung in einen unteren, etwa 8 mm und einen oberen, etwa 18 mm langen Abschnitt. Während an den breitesten Stellen der Abschnitte zwei benachbarte Kanten um 8—9 mm von einander abstanden, näherten sie sich an der zwischen den beiden Abschnitten liegenden Einschnürung auf etwa 5 mm. Wahrscheinlich ist diese Gliederung, wie schon bei Spross I bemerkt wurde, durch äussere Vegetationsbedingungen veranlasst. Auf die Blattstellung hatte diese Gliederung keinen

1) Vöchting, l. c., p. 38 des Sep.-Abdr.

Einfluss, sie blieb an dem ganzen Spross, so weit er kantig war, die gleiche, nämlich eine rechtsläufige Spiralstellung mit der Divergenz $^1/_3$. In Fig. 7, Taf. VIII, gebe ich die Aufnahme eines durch die Spitze des Sprosses geführten Querschnitts wieder, der den Scheitel enthielt. Die wahrscheinliche Lage des Scheitelmittelpunktes ist durch einen kleinen punktirten Kreis angegeben. Blatt 5 und 6 erscheint im Durchschnitt, Blatt 7 dagegen unverletzt in der Knospenlage, wie es den grössten Theil des Scheitels bedeckt; Blatt 8 war erst bei etwas tieferer Einstellung als eben hervortretender Höcker sichtbar. In der gleichen Höhenlage zeigte der Scheitel die durch eine punktirte Linie gezeichnete, im allgemeinen kreisförmige Umgrenzung. Senkte ich das Mikroskop allmählich, so sah ich, wie die Umgrenzung zunächst nach der Basis von Blatt 8 hin sich auslappte. Dann wurde die Verfolgung der Contur aber durch die vielen Haare erschwert, die von den zu Blatt 4 und 3 gehörigen Areolen ausgehen. Von unten gesehen zeigte der Schnitt bereits die Gestalt eines dreistrahligen Sternes, wie sie für einen dreikantigen Cacteenspross charakteristisch ist[1]. Ein seitlicher Contact der Blätter war auf dem gezeichneten Schnitt nicht vorhanden, dagegen berührten sich die jüngeren Blätter bezw. Areolen auf den drei Orthostichen.

Es stimmt also diese Beobachtung in Bezug auf die Contactverhältnisse vollkommen mit der Angabe von Schwendener[2]) überein. Den Schwendener'schen Figuren 1 und 2 (Ges. Botan. Mitth. I, Taf. IX) gegenüber zeigt meine Figur 7 die Abweichung, dass an ihr alle Organe in der Richtung der Orthostichen stärker ausgezogen erscheinen. Diese Differenz erklärt sich einerseits durch die Verschiedenheit der untersuchten Species, andererseits aber auch wohl dadurch, dass Schwendener die Scheitel im Winterzustande untersuchte, während meine Zeichnung den Scheitel eines üppig wachsenden Sprosses darstellt. Wie schon Vöchting bemerkt[3]), haben die Sprossglieder der Cacteen im allgemeinen ein begrenztes Wachsthum. Vielleicht hatte der in Figur 2 von Schwendener abgebildete Scheitel sein Wachsthum überhaupt schon eingestellt und zeigte daher in seiner Contur ein Bild, wie ich es bei meinen auf Sommermaterial sich stützenden Untersuchungen nicht wiederfand.

---

1) Vgl. Vöchting, l. c., Taf. XXIII, Fig. 9.

2) Schwendener, Ges. Botan. Mitth., I, p. 176.

3) Vöchting, l. c., p. 13 des Sep.-Abdr.

Aus der Beobachtung, dass der Scheitel bei der Anlage eines Blattes nach der betreffenden Seite hin ein wenig ausgelappt erscheint, ergiebt sich mit Bestimmtheit, dass auch hier die Kantenbildung die Stellung der Blätter bedingt. Wie ich es schon für die zweiflügeligen Sprosse hervorhob, tritt auch hier bei den dreikantigen Stämmen die Kantenbildung sehr frühzeitig ein. Da nun, um es noch einmal zu sagen, die Kantenbildung nichts anderes ist, als eine vom Blatte ausgehende, nach unten und oben fortschreitende Wucherung des das Blatt tragenden Rindengewebes, so ist es klar, dass durch diese Art der Wachsthumssteigerung z. B. Blatt 5 in Fig. 7 nicht nur, als Ganzes betrachtet, vom Scheitel entfernt wird, sondern dass sich auch diese Wachsthumsförderung in der Richtung des zum Scheitelmittelpunkt führenden Radius geltend machen muss. Der Scheitelumfang befindet sich also oberhalb (auf dem Querschnitt „innerhalb") von Blatt 5 im Zustande eines gesteigerten Wachsthums. Wie nun durch den Druck von Blattorganen etc. das Wachsthum des Scheitels gehemmt und damit die Bildung von Neuanlagen an den betreffenden Stellen verhindert werden kann, so wird an Orten des Scheitelumfanges, an denen das Wachsthum gesteigert ist, die Anlage von Organen gefördert werden müssen. Die in den drei Orthostichen liegenden Theile des Scheitelumfangs befinden sich somit den dazwischen liegenden gegenüber in einem ganz ähnlichen Verhältniss, als wenn in jener Richtung ein radialer Zug auf den Scheitel ausgeübt würde.

Es ist klar, dass die durch die Kantenbildung bedingte Wachsthumsförderung des Scheitelumfangs gerade auf der Orthostiche am grössten sein muss, an der das älteste der drei den Scheitel umschliessenden Blätter steht. Es wird also gerade hier die nächste Neubildung hervorspriessen müssen. Indem nun dieses Verhältniss sich rhythmisch wiederholt, muss eine einmal eingeleitete $^1/_3$-Spirale stets in gleichem Sinne fortschreiten. Die Ursachen für die Richtung der Spirale sind daher an der Basis des dreikantigen Sprosses zu suchen. Im vorliegenden Falle standen nun, wie schon gesagt, die Blätter an dem untersten, noch stielrunden Theil des Zweiges in einer der $^2/_5$-Spirale sich nähernden Stellung, die ohne Frage, wie bei anderen stielrunden Cacteensprossen, allein durch die Contactverhältnisse bedingt sein dürfte. Bei Beginn der durch das Licht inducirten Kantenbildung mussten somit die drei obersten Blätter der bisherigen Spiralstellung die Basis für das neue System

liefern. Die im untersten Theil zu beobachtende Rechtsläufigkeit der Spirale musste sich somit auch auf den dreikantigen Theil des Sprosses übertragen.

Ich möchte an dieser Stelle noch darauf hinweisen, dass bei allen von mir untersuchten Achselsprossen dieser Gruppe die beiden ersten Blätter transversal zu der durch das Tragblatt und den Stamm des Muttersprosses zu legenden Mediane standen. Der Achselspross selbst wuchs stets oberhalb der Areole hervor. Bezüglich der ersten Anlage der in einer Achsel erzeugten Vegetationspunkte verweise ich auf die Arbeit von Ganong[1]).

Spross IV. Der 82 mm lange Achselspross zeigte folgende Gliederung: Auf einen 4 mm langen, noch stielrunden Theil, an dem die Blätter im ganzen in rechtsläufiger $^2/_5$-Spirale standen, folgte ein 10 mm langer, dreikantiger Abschnitt von ca. 5 mm Breite. Nach einer deutlichen Einschnürung schloss sich ein zweites, 18 mm langes und bis 7 mm breites dreikantiges Glied an. Nach abermaliger Verschmälerung bis auf 4 mm beendigte dann ein drittes dreikantiges Glied von ca. 5 cm Länge und einer höchsten Breite von 12 mm den Spross. Auch an den dreikantigen Theilen verlief die nach $^1/_3$ fortschreitende Blattspirale in rechtsläufigem Sinne. Die Gliederung machte sich bei der Blattstellung nur insofern bemerkbar, als die Kanten des dritten Abschnittes nicht ganz genau in die Richtung der Kanten des mittleren Gliedes fielen. An dem dreikantigen Theile des Zweiges waren im ganzen etwa 90 Blätter entwickelt. Die Entfernung von zwei aufeinander folgenden Blättern derselben Kante betrug im unteren Theile etwa $1^1/_2$ mm, im oberen Drittel des obersten Abschnitts erreichte sie mit 6 mm den höchsten Werth. Ein durch den Scheitel geführter tangentialer Längsschnitt liess deutlich erkennen, dass zwischen zwei jüngeren Blättern auch ein wohl schnell vorübergehender seitlicher Contact bestand. Es entsprach die Beobachtung im allgemeinen der von Vöchting in Fig. 2, Taf. XXIV seiner oft citirten Arbeit für *Lepismium* gegebenen Querschnittsansicht, in der die beiden ältesten der gezeichneten Blätter wohl eben die seitliche Berührung aufgegeben haben. Es dürfte auch bei den dreikantigen Sprossen durch diesen, wenn auch bald vorübergehenden, Contact eine Regulirung der Divergenzen ermöglicht werden.

---

1) William Francis Ganong, Beiträge zur Kenntniss der Morphologie und Biologie der Cacteen (Flora, 79, 1894, p. 68).

Spross V. An dem 27 mm langen Axillarspross standen nur vier Blätter am Grunde in abweichender Anordnung. Auf zwei transversale, nach links und rechts gestellte Blätter folgten Blatt 3 links-hinten, 4 vorn und etwas links, 5 rechts-hinten, 6 links-hinten, 7 vorn, 8 über 5, 9 über 6 u. s. w. in linksläufiger Spirale mit der Divergenz $^1/_3$. Die Kantenbildung begann schon bei Blatt 4. An jeder Kante waren 17 Blätter entwickelt. Dann folgte die Endknospe. Durch diese wurde ein Längsschnitt so gelegt, dass er durch eine Kante und die gegenüberliegende Furche führte (vgl. Fig. 8 auf Taf. VIII). Der Schnitt ist zwar nicht ganz genau median geführt, sodass das nach vorn fallende, angeschnittene Blatt 11 noch den Scheitelgipfel verdeckte. Doch zeigt der Schnitt sehr deutlich, wie die Kantenbildung sehr frühzeitig beginnt.

Spross VI. Der in zwei Abschnitte gegliederte Spross war 57 mm lang; der obere Abschnitt mass 28 mm. Der Grund des Sprosses war nicht mehr unverletzt, sodass über die Stellung der ersten Blätter nichts ausgesagt werden kann. Im übrigen war der Spross durchgehend dreikantig; die Blätter folgten einer rechtsläufigen Spirale. An jedem Flügel waren etwa 35 Blätter entwickelt. Die Kanten traten 3—4 mm breit aus der Achse hervor; sie waren nicht genau gleich breit, auch schlossen sie nicht genau Winkel von 120° ein, sondern die beiden breiten Flügel bildeten miteinander einen flacheren Winkel. Es dürfte dieses Verhalten wohl durch Beleuchtungsverhältnisse bedingt sein. Ein tangentialer Längsschnitt durch die Spitze des Sprosses zeigte bei zwei jüngeren Blättern wiederum seitlichen Contact. Doch fand derselbe nicht an der Insertionsstelle der beiden Blätter, sondern erst in etwas höherer Lage statt.

Spross VIII. Der etwa 90 mm lange Axillarspross hatte am Grunde fünf Blätter, die ungefähr nach $^2/_5$ geordnet waren. Mit dem 6. Blatt begann die Kantenbildung. Der Spross war von hier an dreikantig. Die Blätter standen in rechtsläufiger Spirale. Der Zweig zeigte, ähnlich wie Spross IV, eine Gliederung in drei Abschnitte.

Phyllocactus Ackermannii S.-D. × *Cereus* spec.

Von diesem nicht näher zu bestimmenden Bastard untersuchte h zwei in gutem Wachsthum stehende Sprosse, die am 27. Juni)02 in Alkohol gelegt wurden.

Spross I war ein zweiflügeliger Flachspross von 12 cm Länge und $2^1/_2$ cm Breite. An den beiden Kanten waren je neun Blätter entwickelt. Ein durch die Endknospe geführter Querschnitt zeigte, dass auch am Scheitel die Blätter zweizeilig gestellt waren. Im übrigen entsprach das Bild in allen wesentlichen Punkten dem von *Rhipsalis cavernosa* beschriebenen.

Spross II. Der dreikantige Zweig war ungefähr 10 cm lang, seine Rippen traten als über 1 cm breite Flügel hervor. An ihm waren die 23 entwickelten Blätter (bezw. Areolen) in rechtsläufiger Spirale nach der Divergenz $^1/_3$ angeordnet. Auch in der Endknospe setzte sich diese Stellung regelmässig fort. In Fig. 9, Taf. VIII, ist der den Scheitel enthaltende Querschnitt von unten, in Fig. 10, Taf. VIII, von oben gesehen gezeichnet. In beiden Figuren entsprechen die punktirten Linien einer tieferen Einstellung des Mikroskops, sind also in Fig. 9 morphologisch höher, in Fig. 10 dagegen auch morphologisch tiefer als die durch ausgezogene Linien bezeichneten Conturen liegend zu denken. In den beiden Zeichnungen sind die beiden äussersten Blattdurchschnitte 1 und 2, die über 4 und 5 fielen und nur noch durch ihre Areolen mit diesen auf den Orthostichen in Berührung standen, um Raum zu sparen, fortgelassen worden. Man sieht aus Fig. 9, dass die Blattbasen nirgends in seitlichem Contact stehen, dagegen zeigt Fig. 10, dass die Blätter in etwas höherer Lage sich auch seitlich decken bezw. berühren. Jedenfalls ist der so eventuell vorhandene seitliche Contact aber nur von kurzer Dauer. Immerhin kann er, wie schon für *Rhipsalis cavernosa* bemerkt wurde, auf die Stellung der Kanten regulirend einwirken. Die Figuren zeigen deutlich, dass der Scheitel an der Stelle, an der das jüngste Blatt 9 gerade angelegt wird, kantig hervorspringt. Auch oberhalb von Blatt 7, wo die baldige Anlage von Blatt 10 zu erwarten steht, besitzt der Scheitel bereits eine sanfte Vorwölbung. Von einer eigentlichen dreikantigen Umgrenzung des Scheitels kann man aber, wenigstens in der Höhe der jüngsten Anlagen, noch nicht sprechen, da nach dem zweitjüngsten Blatte 8 hin in diesem Stadium eher eine Abflachung als eine Vorwölbung zu constatiren ist. Auf einem tiefer geführten Schnitt erschien der Stamm schon ausgesprochen dreikantig. Dass auch in diesem Falle die von den Blättern 6 und 7 ausgehende Kantenbildung die Stellung der Blätter 9 und 10 in der oben geschilderten Weise bedingt, scheint mir nicht zweifelhaft zu sein.

Phyllocactus Ackermannii S.-D. × *crenatus* Lem.

Ich untersuchte von diesem Bastard Ende März 1903 ein eben im Austreiben von Seitenzweigen begriffenes, etwa 1 Jahr altes Exemplar.

Spross I, der Hauptstamm, war fünfkantig, die Blätter waren nach $^2/_5$ geordnet. Sein Scheitel war abgestorben.

Spross II, ein Axillarzweig des vorigen, hatte am Grunde, soweit er noch stielrund war, einige Blätter in abweichender, aber nicht mehr genau anzugebender Stellung; dann wurde er zweiflügelig mit $^1/_2$-Stellung der Blätter. Seine Spitze war verletzt. Er hatte drei Seitenzweige gebildet, die als Spross III—V beschrieben werden mögen.

Spross III. Gleichfalls ein vorjähriger Trieb, der in 8 cm Höhe gestutzt worden war. Er zeigte im wesentlichen denselben Bau wie Spross II. Er hatte an dem zweiflügeligen Theile eine höchste Breite von $3^1/_2$ cm erreicht.

Spross IV. Der erst in diesem Jahre angelegte Axillarzweig von Spross II war zur Zeit der Untersuchung 1 cm lang. Die beiden ersten Blätter standen transversal, es folgten dann zwei Blätter median vorn und hinten, dann das 5. Blatt rechts und ein wenig vorn, Blatt 6 links und ein wenig vorn, Blatt 7 gerade hinten, 8 vorn, 9 über 7, 10 über 8 u. s. w. in zweizeiliger Anordnung. Von Blatt 7 an begann die Kantenbildung. Die Knospe erschien dementsprechend seitlich zusammengedrückt. Die in die Mediane der Achsel des Muttersprosses fallende Orientirung der Kanten des Seitentriebes erscheint bemerkenswerth.

Spross V. Ein vorjähriger Seitenzweig von Spross II, ca. $2^1/_2$ cm lang und $^1/_2$ cm breit. Sein Bau entsprach im wesentlichen dem seines Tragsprosses. An ihm waren zwei Axillarknospen gerade im Austreiben, die ich nachstehend als Spross VI und VII beschreibe.

Spross VI. Der erst 4 mm lange Trieb begann mit zwei transversal gestellten kleinen Schüppchen. Das nächste Blatt fiel nach links-hinten, Blatt 4 nach rechts und ein wenig vorn, Blatt 5 nach links-hinten, 6 nach vorn und etwas rechts, 7 nach hinten und ein wenig links, dann Blatt 8 über 6 und 9 über 7. Auch in der Endknospe setzte sich die so begonnene zweizeilige Blattstellung regelmässig fort. Die von Blatt 6 ab hervortretenden Kanten waren in diesem Falle zu der durch die Achsel des Tragsprosses zu legende Mediane etwas schief orientirt.

Spross VII. Der 8 mm lange Trieb begann mit 10 ungefähr decussirt stehenden Blättern; doch standen die beiden Blätter 9 und 10 nicht genau transversal und auch nicht auf gleicher Höhe. Es folgten die Blätter nun in zweizeiliger Anordnung. Die im oberen Theile des Sprosses deutlich sichtbaren Kanten waren also im allgemeinen transversal zur Achsel des Muttertriebes gerichtet.

Aus diesen Beispielen geht hervor, dass die Orientirung der Flügel eine ganz zufällige ist. Sie dürfte nur von der jeweiligen Stellung derjenigen Blätter abhängen, bei denen die vom Lichte inducirte Kantenbildung die Stellung der folgenden Blätter zu beherrschen beginnt.

Cereus nycticalus Lk. (= *C. pteranthus* Lk. et Otto).

Ich konnte von dieser Pflanze zwei prächtig entwickelte Sämlinge untersuchen, die am 27. Juni 1902 in Alkohol gelegt waren.

Sämling I. Die etwa 5 cm hohe Keimpflanze begann mit einem etwa 1 cm langen Hypokotyl. Die beiden fleischigen, genau gegenüberstehenden Kotyledonen waren 9 bezw. 13 mm lang und $6^1/_2$ bezw. 7 mm breit. Es folgten auf sie die Blätter (bezw. Areolen) in zweigliedrig decussirter Anordnung. Der Spross war dementsprechend vierkantig. Auch in der Endknospe setzte sich die decussirte Stellung regelmässig fort. Aus den Achseln der beiden untersten gerade in die Orthostichen der Kotyledonen fallenden Blätter war oberhalb der Areolen je ein Axillarzweig von ca. 5 mm Länge hervorgesprossen. Ihre Beschreibung folgt weiter unten.

Sämling II. Die Keimpflanze war etwa 6 cm hoch geworden. Die Blattstellungsverhältnisse entsprachen genau denen von Sämling I. Es waren ausser den Kotyledonen noch 28 Blattpaare entwickelt. In Fig. 11, Taf. VIII, ist der den Scheitel des Sprosses enthaltende Querschnitt wiedergegeben. Aus ihm geht hervor, dass in der Region der Blattbasen seitlicher Contact nicht vorhanden ist. Dagegen berühren sich, wie auf andern Schnitten zu sehen war, die Spreiten der jungen Blätter vorübergehend. Dieser Contact kann aber zur Erklärung der Blattstellung nicht herangezogen werden, da er nicht in der Insertionshöhe wirkt und auch nur kurze Zeit besteht. Sicher ist auch in diesem Falle die Stellung der jüngsten Organe wiederum durch die sehr frühzeitig in Erscheinung tretende Kantenbildung bedingt, die von den nächst älteren Blättern der gleichen Orthostiche ausgeht. In Fig. 11 ist der

Scheitel, der sich eben zur Anlage des 38. Blattquirls anschickt, von sehr ausgesprochen elliptischer Umgrenzung. Die grosse Achse verhält sich zur kleinen wie 24 zu 17. Es ist daher die Anlage der neuen Organe an den Enden der grossen Achse gegeben.

Betrachtete man den Scheitel bei stärkerer Vergrösserung, so konnte man an ihm eine eigenthümliche Anordnung der Zellen sehen, die in schematischer Weise in Fig. 12, Taf. VIII, angedeutet ist. Sie zeigt, dass durch die Kantenbildung auf das Wachsthum ein ähnlicher Einfluss ausgeübt wird, als wenn von den vier Endpunkten der Ellipsen-Achsen aus ein radialer Zug ausgeübt würde.

Spross III. Einer der beiden zu Sämling I gehörigen Axillartriebe. Auf die beiden transversalen, aber dem Tragblatte etwas genäherten, ersten Blätter folgte zunächst ein dreigliedriger Quirl, dessen unpaares Glied nach vorn fiel. Es schlossen sich nun zwei wieder transversal zur Achsel orientirte Blätter an, auf die dann die weiteren in zweigliedrig decussirter Stellung folgten. Der Stamm zeigte nun vier deutliche Kanten.

Spross IV. Auch an dem andern Axillarspross von Sämling I begann die Blattstellung mit zwei transversalen, dem Tragblatte etwas genäherten Organen. Doch standen dieselben nicht auf gleicher Höhe, sondern das linke Blatt stand etwas tiefer. Es fiel sodann Blatt 3 nach hinten und ein wenig links, Blatt 4 nach links und ein wenig vorn, Blatt 5 nach rechts. Die folgenden Blätter schlossen sich in linksläufiger Spiralstellung mit der Divergenz $^2/_5$ an. Der Stamm war in Uebereinstimmung hiermit fünfkantig. — Durch den Gipfel geführte Querschnitte zeigten, dass zwischen den jüngeren Blattanlagen auch seitlicher Contact besteht; doch wird derselbe bald wieder aufgehoben. Im übrigen machte sich auch hier die Kantenbildung sehr frühzeitig geltend. Es ist sicher durch diese bedingt, dass die Blätter auch in der Knospe genau nach $^2/_5$ angeordnet sind und nicht, wie es sonst für Knospen mit vielen Blättern charakteristisch ist, eine höhere Divergenz aufweisen. Es combinirt sich somit bei den fünfkantigen Sprossen die Wirkung der Kantenbildung mit der des Contactes.

Cereus Coracare hort.

Auch von dieser Art war ich in der Lage, einen Sämling zu untersuchen. Die Keimpflanze hatte, als sie am 27. Juni 1902 in Spiritus gelegt wurde, eine Höhe von ca. 10 cm erreicht. Die beiden Kotyledonen waren schon abgefallen, aber ihre Narben noch

deutlich sichtbar. Mit ihnen gekreuzt stand ein Blattpaar 1,1′. Es folgten dann vier Blätter in einem nicht ganz regelmässigen Quirl, dessen Glieder mit den Kotyledonen 0,0′ und den Blättern 1 und 1′ als gemeinsamen Contactorganen alternirten. An diese schloss sich, in regelmässiger Alternanz, ein weiterer viergliedriger Quirl an, dessen Glieder aber nicht genau auf gleicher Höhe standen. Dem höchst inserirten Blatt dieses Quirls gegenüber folgten nun in nur geringem Höhenunterschied zwei Blätter, die somit mit dem ersteren ungefähr einen dreigliedrigen Quirl bildeten. In bald ganz regelmässiger Alternanz schlossen sich nun die folgenden Blätter in dreigliedriger Quirlstellung an. Die Kantenbildung trat bei den untersten Blättern noch gar nicht, dann aber in immer stärkerem Maasse hervor, sodass der Spross sechs Kanten aufwies. Es ist aus dem Befunde mit Sicherheit zu schliessen, dass im unteren, noch stielrunden Theile allein die Contactverhältnisse, im oberen, kantigen Theile des Sprosses aber wohl auch die Kantenbildung die Stellung der Blätter bestimmte. Anfangs wies die Richtung der Kanten noch kleine Abweichungen von der senkrechten auf, bald aber verliefen dieselben als vollkommene Orthostichen. Ausser 17 noch nicht ganz regelmässig gestellten Blättern am Grunde des Sprosses waren an jeder der sechs Kanten 27 Blätter voll entwickelt. In der Terminalknospe waren noch 7 bis 8 Anlagen pro Kante zu beobachten, sodass also der Sämling im ganzen 224 Blätter hervorgebracht hatte. Der in Fig 13, Taf. IX, abgebildete Querschnitt durch die Scheitelregion zeigt, dass ein seitlicher Contact nur zwischen den jüngsten Organen (8 und 9) besteht. Auf einem nur wenig tiefer geführten Schnitte (Fig. 14, Taf. IX) traten auch die Kanten mit einander in unmittelbaren Contact. Nur im centralen Theile drängten sich zwischen sie die Haare ein, die zu den Areolen der jüngeren Blätter gehören. Man sieht an dieser Figur deutlich, wie auch Haare als Contactkörper wirken können, eine Thatsache, auf die schon Schwendener bei Gelegenheit der Untersuchung des *Nymphaea*-Scheitels hingewiesen hat[1]).

Rhipsalis paradoxa S.-D.

Die Pflanze besitzt, wie schon der Name andeutet, einen von allen andern kantigen Cacteen verschiedenen Aufbau. Ihr Habitus

1) Schwendener, Die jüngsten Entwickelungsstadien seitlicher Organe und ihr Anschluss an bereits vorhandene (Sitzgsb. d. Akad. d. Wiss. z. Berlin, 1895, p. 646. — Ges. Bot. Mitth., I, p. 185).

ist ein so eigenartiger, dass Schumann sie auf Grund dessen in eine besondere Untergattung „*Epallagogonium*“ gestellt hat[1]). Obgleich die Pflanze wiederholt auch in Bezug auf die an ihr zu beobachtenden allgemeinen Verhältnisse untersucht worden ist, scheint mir eine völlige Klarheit über ihren Aufbau immer noch nicht zu bestehen.

Während die Pflanze von Vöchting in seiner im Jahre 1874 erschienenen Arbeit über die Rhipsalideen[2]) als Ausgangspunkt für die Construction der Verwandtschaftsreihen der Gruppe gewählt worden war, wies Goebel in seinen Pflanzenbiologischen Schilderungen[3]) darauf hin, dass „*Rhipsalis paradoxa* selbst wieder eine abgeleitete Form sei, und zwar eine derjenigen, welche der gemeinsamen kantigen Stammform am fernsten steht“. Die normalen Zweige von *Rhipsalis paradoxa* beschreibt Goebel[4]) als „lange, unterbrochen dreikantige Sprosse. Die Blätter stehen nämlich scheinbar in dreizähligen, alternirenden Quirlen, und von jedem der schuppenförmigen Blätter verläuft eine Stengelkante, welche im nächst untern und obern Internodium auf eine Fläche trifft.“ Da Goebel nur von „scheinbaren“ dreizähligen Quirlen spricht, so ist mir nicht ganz klar, wie er sich den Aufbau denkt. Jedenfalls geht daraus, dass er weiter von „Internodien“ spricht, hervor, dass er die Zweige als ungegliedert auffasst. Im Gegensatz hierzu ist Schumann der Ansicht, dass die Zweige von *Rhipsalis paradoxa* aus einzelnen „Gliedern“ zusammengesetzt seien. So sagt er in seiner Arbeit über die epiphytischen Cacteen[5]) in Bezug auf unsere Pflanze: „Sie weicht von allen mir bekannten Gestalten dadurch ab, dass die aufeinanderfolgenden kurzen dreikantigen Glieder gegeneinander immer um 60° gedreht erscheinen; die Kanten des einen Gliedes fallen über die Mitte der Flächen des anderen“. Und ähnlich heisst es in seiner Monographie der Cacteen[6]) „articulis brevibus alternatim trigonis“ und weiterhin „aus 2—5 cm langen, dreikantigen Gliedern gebildet, wobei die aufeinanderfolgenden

1) Schumann, Monogrph., p. 646. — Habitusbild ebenda p. 633, Fig. 98, B und in Engler-Prantl, Nat. Pflznfam. III, 6a, p. 198, Fig. 69, A.

2) H. Vöchting, Beiträge zur Morphologie und Anatomie der Rhipsalideen (Pringsh. Jahrb. IX, 1873—74, p. 327 u. f.).

3) K. Goebel, Pflznbiol. Schilderungen, I, Marburg, 1889, p. 110.

4) L. c., p. 105. Abbildung: Taf. I, Fig. 5.

5) K. Schumann, Die epiphytischen Cacteen (Botan. Untersuchungen, Festschrift für Schwendener, 1899, p. 224).

6) Schumann, Monogrph., p. 646.

Glieder die Kanten immer über die Flächen stellen". Da Schumann das Wort „Gliedern" gesperrt drucken liess und es im übrigen in seiner Monographie immer in dem Sinne von „Spross mit begrenztem Wachsthum" gebraucht, so kann ich nur annehmen, dass er die von Goebel als „Zweige" bezeichneten Achsengebilde für Sympodien ansieht.

Nach meinen eigenen Untersuchungen sind die Zweige entschieden Monopodien. An ihnen stehen die Blätter nicht nur „scheinbar" sondern in Wahrheit in dreigliedrigen Quirlen, die regelmässig alterniren. Der Zweig als Ganzes betrachtet, ist daher eigentlich sechskantig, nur sind die Kanten nicht durchgehend, sondern unterbrochen. Die Untersuchung des Scheitels zeigt, dass je drei Blätter zugleich, und zwar im seitlichen Contact mit den nächst älteren hervorspriessen. Die Anlage geschieht also in gleicher Weise wie auch sonst bei Pflanzen mit alternirenden dreigliedrigen Blattquirlen. Die Besonderheit von *Rhipsalis paradoxa* besteht nur darin, dass die von den Blättern ausgehende Kantenbildung nicht, wie bei den übrigen kantigen Cacteen, nach oben und unten, sondern nur nach unten vor sich geht. Es ist also in Wahrheit nur bei dieser „paradoxen" Form so, wie es nach der bisherigen Vorstellung über die Kantenbildung überhaupt sein sollte, dass nämlich die Kanten vom Blatte herab laufende Wucherungen darstellen.

Es war mir nur möglich, diese gewöhnlichen Sprossformen der Pflanze zu untersuchen. Schon Pfeiffer[1]) giebt an, dass sich ausser ihr „auch einzelne viel dünnere, unterbrochen-fünfkantige, viel stärker behaarte Glieder" finden. Ein solcher Spross wird von Goebel[2]) abgebildet und beschrieben. Er hält ihn für einen Rückschlagspross, da er in der That die Gestalt der Keimsprosse zeigt. Auch junge Pflanzen dieser Art besitzen nämlich nach Goebel „vier- und fünfkantige, mit Stachelbüscheln versehene Sprosse". Aus Goebel's Abbildung geht deutlich hervor, dass die fünf unterbrochenen Kanten am Sprosse gewunden verliefen. Offenbar lag somit eine gewöhnliche Spiralstellung der Hauptreihe vor. Die Areolen stehen auch hier an den oberen Enden der Kanten. Es zeigt sich also auch an diesen seltenen Sprossen dieselbe Eigenthümlichkeit, wie an den gewöhnlichen, dass nämlich bei *Rhipsalis*

1) Louis Pfeiffer, Beschreibung und Synonymik der in deutschen Gärten vorkommenden Cacteen, p. 154.

2) Goebel, Pflanzenbiolog. Schild., I, p. 105 und Taf. I, Fig. 5.

paradoxa die Kantenbildung nur basipetal fortschreitet. Da dieselbe somit auf die Anlage der jüngsten Organe am Scheitel keinen Einfluss ausüben konnte, so kam auch nicht, wie sonst an fünfkantigen Sprossen, $^2/_5$-Stellung, sondern, entsprechend den allein wirkenden Contactverhältnissen, eine höhere Divergenz der Hauptreihe zu Stande, bei der die Fünfer als Parastichen in Erscheinung treten.

Dass Goebel auch die gewöhnlichen Zweige unserer Pflanze ganz richtig als Monopodien ansah, ergiebt sich aus der Bemerkung[1]), dass „man aus den Keimsprossen die späteren auch dadurch ableiten kann, dass man sich an einem fünfkantigen Spross eine sechste Kante auftreten denkt, und dann die Blätter zu dreien auseinanderrücken lässt". In der That beobachtet man bei andern Cacteenarten ja öfter das Neuauftreten von Kanten und damit auch eine Aenderung der Blattstellung. Und zwar geht bei dem Hinzutreten einer sechsten Kante zu fünfen meistens die $^2/_5$-Stellung in die alternirend dreigliedrige Quirlstellung über. Auch diese Ueberlegung spricht also dafür, dass man die gewöhnlichen Sprosse von *Rhipsalis paradoxa* besser als unterbrochen sechskantige bezeichnet.

Cereus spec.

An einem grossen, nicht näher bestimmten Säulencactus des Berliner Gartens waren im unteren Theile fünf, im oberen vier Kanten entwickelt. Das Erlöschen der einen Kante zeigte sehr deutlich, dass die Kantenbildung nicht nur eine basipetale, sondern auch eine akropetale Wucherung des Blattgrundes darstellt. In der schon oben kurz erwähnten Fig. 15, Taf. IX, gebe ich die Profilansicht der aufhörenden Kante in einer flüchtig entworfenen Skizze wieder. Die Kante konnte noch 5 cm weit über der letzten Areole deutlich als vorspringende Rippe verfolgt werden. Während die Blätter im unteren Theile nach $^2/_5$ angeordnet waren, standen sie im oberen in alternirend zweigliedrigen Quirlen. Jedoch betrug erst 10 cm über dem letzten Blatt der aufhörenden Kante der von je zwei der vier übrig gebliebenen Kanten eingeschlossene Winkel 90°.

2. Cacteen mit gewundenen Kanten.

Während die Rippen der meisten kantigen Cacteen Orthostichen darstellen, erscheinen sie bei einer grösseren Anzahl von *Echinocereus*- und *Echinocactus*-Arten, sowie auch bei einigen *Echinopsis*-

1) Goebel, l. c., p. 105.

Species mehr oder weniger deutlich spiralig gewunden. Schumann hat in seiner Monographie der Cacteen bei der Beschreibung der einzelnen Species auch diese Eigenthümlichkeit in weitgehender Weise berücksichtigt. Ich führe zunächst meine eigenen diesbezüglichen Beobachtungen an.

Echinocereus Scheeri Lem.

An zwei achtkantigen Exemplaren waren die Kanten schwach gewunden, an einem dritten jedoch gerade. Wie Schumann bemerkt[1]), ist der letztere Fall der gewöhnliche. Die Windung der Kanten war der Grundspirale homodrom, was darauf hinweist, dass die Blätter nicht genau nach $^3/_8$ stehen, sondern nach einer höheren Divergenz „streben".

Echinocereus Salm Dyckianus Scheer.

Unter vier beobachteten Fällen verliefen in einem die acht Kanten in ähnlicher Weise, wie ich für *E. Scheeri* angegeben habe, etwas spiralig gewunden. Im allgemeinen sind bei dieser Art die Rippen nur im jüngeren Theile des Stammes deutlich gesondert, während sie im unteren Theile allmählich verlaufen[2]).

Echinocereus leptacanthus K. Sch.

Auch bei dieser Art sind die Kanten, wie Schumann angiebt[3]), nur im oberen Stammtheil durch scharfe Furchen gesondert, sie sind tief gebuchtet und fast in Höcker zerlegt, unten ausgeflacht oder vollkommen verlaufend, sodass die Zweige cylindrisch werden und nur schwach gehöckert sind. Die Rippen sind meistens in der 5-Zahl vorhanden, gerade oder spiralig gewunden. Unter vier von mir beobachteten Sprossen waren die fünf Kanten in drei Fällen sehr deutlich gewunden, in einem Falle dagegen ziemlich gerade. Dass bei dieser Pflanze, bei der die Kanten schon mehr in Mamillenreihen aufgelöst sind, der ortsbestimmende Einfluss der Kanten am Scheitel nicht allein ausschlaggebend sein kann, liegt auf der Hand. Es werden sich hier, ähnlich wie bei den Mamillarien, auch die Contactverhältnisse geltend machen müssen und so eine Annäherung an den Grenzwerth herbeiführen. In Uebereinstimmung hiermit verliefen die gewundenen Zeilen stets in einem der Grundspirale antidromen Sinne.

---

1) Schumann, Monogrph., p. 253.

2) Vgl. Schumann, Monogrph., p. 255.

3) L. c., p. 260.

Sehr lehrreich war auch ein Exemplar, bei dem eine Kante ausfiel. Im unteren Theile waren fünf gewundene Kanten vorhanden. Nach dem Ausfall einer derselben ging die Blattstellung in die decussirte über, und die Kanten verliefen nun gerade.

Echinocereus paucispinus Rümpl.

In neun Fällen beobachtete ich bei dieser Pflanze sieben Kanten, die an dem Scheitel deutlich gewunden waren, während sie an den erwachsenen Sprosstheilen ziemlich gerade erschienen. Die Blattstellung entsprach hier der Divergenz $^{2}/_{7}$. In einem zehnten Falle war der Stamm achtkantig, und zwar standen die Areolen in alternirenden, viergliedrigen Quirlen. Die Kanten verliefen hier auch in der Endknospe orthostich. Auch an dieser Pflanze sind die Rippen durch gerundete Buchten ziemlich deutlich höckerig gegliedert[1]).

Echinocactus tabularis Cels.

Das von mir untersuchte Exemplar besass 21 deutlich gewundene Kanten. Die Rippen sind nach der Beschreibung Schumanns[2]) „durch seichte, oben aber scharfe Buchten gesondert, niedrig, noch nicht 4 mm hoch, etwas spiralig gewunden, gekerbt, stumpf". Es sind also auch in diesem Falle, wenigstens in der Scheitelregion, die Rippen in Mamillen aufgelöst.

Bei anderen Arten der Gattung *Echinocactus* treten die Rippen noch weniger scharf hervor. Sie sind z. B. bei *Echinocactus minusculus* Web., von dem Schumann eine Abbildung giebt[3]), „völlig in niedrige Höcker aufgelöst". Aehnliches gilt für *Echinocactus microspermus* Web.[4]), *E. napinus* R. A. Phil.[5]), *E. mitis* R. A. Phil.[6]), sowie für fast alle Arten der Untergattung *Thelocactus* K. Sch.[7]), die übrigens auch in anderer Beziehung zur Gattung *Mamillaria* überleitet. In allen diesen Fällen sind, soweit man überhaupt noch von „Kanten" sprechen kann, diese gewunden.

---

1) Vgl. Schumann, Monogrph., p. 280 und 281.

2) Schumann, l. c., p. 389. — Die gesperrt gedruckten Worte sind von mir hervorgehoben.

3) L. c., p. 395 und 396, Fig. 67.

4) Vgl. Schumann, l. c., p. 397 und 398, Fig. 68.

5) Schumann, l. c., p. 399, Fig. 69, A.

6) L. c., p. 399, Fig. 69, B und p. 400.

7) L. c., p. 429 u. f.

Aus der Gattung *Echinopsis* besitzt *E. cinnabarina* Lab. nach Schumann[1]) Rippen, die „durch sehr tiefe Gliederung in recht eng nach den 13er- und 21er-Berührungszeilen geordnete Höcker aufgelöst" sind. Es fällt also auch in dieser Gattung mit dem Schwinden der eigentlichen „Kanten" das Auftreten gewundener Zeilen zusammen, so dass es nicht zweifelhaft sein kann, dass beide Erscheinungen in einem ursächlichen Zusammenhange stehen. Ich komme auf diese Frage noch bei Gelegenheit der Besprechung von *Euphorbia grandidens* ausführlich zurück.

3. Einige Beobachtungen aus der Blüthenregion.

Bekanntlich ist innerhalb der Blüthenregion die Blattstellung in den meisten Fällen eine andere als am vegetativen Sprosse. Einmal sind es die veränderte Form und Grösse der in jener Region auftretenden Blattgebilde, andererseits aber auch die veränderten Wuchsverhältnisse der sie tragenden Achse, welche diese Abweichung bedingen. Lag es nun zwar ausserhalb des Rahmens der vorliegenden Arbeit, auf die Blattstellungsverhältnisse der Blüthen der Cacteen genauer einzugehen, so schien es doch angezeigt, wenigstens für die Blüthenstiele bezw. Inflorescenzen einige orientirende Beobachtungen vorzunehmen. Dieselben wurden für jene an *Phyllocactus crenatus*, für diese an Cephalien von *Melocactus* angestellt.

Phyllocactus crenatus Lem.

Die vegetativen Sprosse der Pflanze sind am Grunde stielrund und tragen hier die Blätter in decussirter oder der $^2/_5$-Stellung nahekommender Anordnung. Sie werden dann bei beginnender Kantenbildung entweder sogleich zweiflügelig oder zu Anfang dreikantig, um auch dann meistens bald, mit dem Erlöschen einer Kante, in Flachsprosse überzugehen. Die Blüthenstiele (bezw. Fruchtknoten) sind im allgemeinen cylindrisch gebaut, sie sind mit breit dreiseitigen bis eiförmigen, spitzen, etwa 1 cm langen Schuppenblättern besetzt, die auf niedrigen Höckern stehen. Irgend eine von diesen ausgehende Kantenbildung ist nicht zu beobachten. In Uebereinstimmung hiermit sind dieselben auch nicht in augenfälligen Längsreihen, sondern spiralig angeordnet. Die Stellung entsprach in der Mitte eines Blüthenstiels $^5/_{13}$, während sie an

1) Schumann, l. c., p. 227 und p. 228, Fig. 44.

einem andern zunächst unregelmässig war, um schliesslich gleichfalls in eine Stellung der Hauptreihe überzugehen.

Ganz ähnlich, wie an den von Vöchting bei Lichtabschluss erzielten cylindrischen Sprossen der vegetativen Region[1]), tritt also auch hier mit dem Erlöschen der Kantenbildung die zu erwartende Aenderung der Blattstellung ein. Es ist vor kurzem von Noll[2]) darauf hingewiesen worden, dass die durch Dunkelheit hervorgerufenen Veränderungen oft denen sehr ähnlich sind, die man an Sprossen der Fortpflanzungsregion beobachten kann. Noll hat demgemäss den Begriff des Wortes „Etiolement“ erweitert und dem Dunkel-Etiolement ein „Zeugungs-Etiolement“ an die Seite gestellt. Für diese Betrachtungsweise sprechen auch die an Cacteen beobachteten Thatsachen.

Von grossem phyllotactischen Interesse ist auch ein im Botanischen Garten in Berlin entstandener monströser Spross von *Phyllocactus crenatus* var. *amarantinus*, über den Schumann bereits in der Deutschen Cacteengesellschaft kurz berichtet hat[3]). Der Spross hatte zunächst das Aussehen und die Blattstellung eines Blüthenstiels. Er war stielrund und trug etwa 60 Schuppenblätter von genau derselben Form, wie sie an normalen Blüthenstielen zu beobachten sind. Dieselben waren am Grunde etwas unregelmässig angeordnet, folgten jedoch bald einer linksläufigen Spirale mit der Divergenz $^5/_{13}$. Die beiden untersten Blätter standen ungefähr transversal, nur ein wenig dem Tragblatte genähert; das dritte Blatt fiel nach links-hinten, Blatt 4 nach vorn, 5 ihm gegenüber nach hinten, 6 nach rechts, 7 wieder diesem gegenüber nach links, dann 8 nach rechts-hinten. Hiermit war eine linksläufige Spirale eingeleitet, die nun bald ziemlich regelmässig fortschritt. Der Spross ging nun aber nicht in eine Blüthe über, sondern hatte sich am Ende wieder in einen vegetativen Spross umgebildet. Er erhielt hier die diesen zukommende dunkelgrüne Farbe und bildete zunächst drei Kanten aus, von denen aber die eine bald verschwand, so dass der Spross schliesslich die für vegetative Zweige charakteristische zweiflügelige Gestalt annahm.

---

1) Vöchting in Jahrb. f. wiss. Bot., XXVI, p. 438.

2) F. Noll, Ueber das Etiolement der Pflanzen (Sitzgsber. der Niederrhein. Ges. f. Natur- u. Heilkunde in Bonn, 1901, A, p. 55—64).

3) Schumann wird eine Abbildung des monströsen Sprosses demnächst an anderem Orte veröffentlichen.

Das Beispiel zeigt, dass, wenn das aus inneren, d. h. gänzlich unbekannten, Gründen hervorgerufene Zeugungs-Etiolement gelegentlich einmal wieder aufgehoben wird, sich der Spross ebenso weiterentwickelt, wie ein durch Dunkel-Etiolement veränderter Spross bei wieder aufgenommener Beleuchtung.

Melocactus communis Lk. et Otto.

Der vegetative Körper des untersuchten Exemplars hatte 16 gerade verlaufende Rippen. Er trug am Gipfel ein schön entwickeltes Cephalium. An diesem traten keine Kanten hervor, sondern dasselbe stellte einen cylindrischen, oben halbkugelig endigenden Körper dar. Sein Durchmesser war bedeutend geringer als der des vegetativen Theiles. Die lange Borsten tragenden Areolen standen allseitig in Contact. Sie waren im untersuchten Falle in einer Doppelspirale angeordnet, und zwar verliefen 16 Contactzeilen in rechtsläufigem, 10 in linksläufigem Sinne. Man sieht, wie auch in diesem Falle mit dem Aufhören der Kantenbildung die Blattstellung eine Aenderung erleidet. Die nun allein maassgebenden Contactverhältnisse bedingen eine erhebliche Annäherung an den Grenzwerth der im vegetativen Theile eingeleiteten Spiral-Stellung.

Melocactus depressus Hook.

Das untersuchte Exemplar hatte im vegetativen Theile 10 Kanten, die Areolen waren in einer Doppelspirale angeordnet. Das Cephalium zeigte eine rundliche Form und war von einem sehr dichten Haarfilz bekleidet, sodass die Stellung der Areolen sich nicht leicht auf weitere Strecken verfolgen liess. Es war auch hier von Kantenbildung keine Spur zu finden. Die Contactzeilen verliefen schräg, doch konnte ihre Zahl nicht sicher ermittelt werden.

4. Beobachtungen über die Zahl der Kanten.

Wenn ein Spross, soweit er kantig ist, eine gleichbleibende Zahl von Kanten besitzt, so hängt diese Zahl, sowie auch die Lage der Kanten, wie ich an mehreren Beispielen gezeigt habe, sehr wesentlich von der Basis, d. h. von der Stellung der Blätter an dem unteren noch stielrunden Theil des Sprosses ab. Ausserdem wird auf sie die relative Grösse des Scheitels sowie auch die Art der Kantenbildung selbst von Einfluss sein. Diese

aber ist zum Theil von Beleuchtungsverhältnissen, zum Theil von inneren, durch Vererbung fixirten Eigenschaften abhängig. Da sich die letzteren zur Zeit noch nicht weiter analysiren lassen, so ist es auch noch unmöglich anzugeben, weshalb in einem bestimmten Falle bei anscheinend gleicher Basis, z. B. einer $^2/_5$-Spirale, das eine Mal 2, das andere Mal 3 oder gar 5 Kanten gebildet werden. Immer aber sehen wir, dass die Zahl der Kanten in einer gewissen Beziehung zur Basis steht. Es werden z. B. auf eine $^2/_5$-Spirale nie unmittelbar 4, andererseits auf eine decussirte Blattanordnung nicht 3 oder 5 Kanten folgen, sondern nur Kantenzahlen, die den Coordinationszahlen des in der Basis verwirklichten Stellungssystems entsprechen.

Bei vielen Sprossen beobachtet man nun aber, dass im weiteren Verlauf ihrer Entwickelung entweder Kanten verschwinden oder neue hinzutreten, sodass dadurch die Kantenzahl, und in Verbindung hiermit die Blattstellung, mancherlei Veränderungen erleidet. Wie Vöchting[1]) gezeigt hat, spielen auch hierbei die Beleuchtungsverhältnisse eine wesentliche Rolle, indem durch das Licht oft eine Reduction der Kantenzahl bedingt wird. Andererseits macht Goebel[2]) darauf aufmerksam, dass an gut ernährten Cacteensprossen leicht eine Steigerung in der Zahl der Orthostichen auftritt. Ebenso kann durch ungünstige Ernährungsverhältnisse natürlich auch eine Verminderung der Kantenzahl eintreten.

Die hier in Betracht kommende Wirkung des Lichtes besteht im wesentlichen darin, dass die Ausbildung gewisser Kanten gefördert, die anderer gehemmt wird. Es muss in Folge dessen auch der Einfluss, den die Kantenbildung auf die Vorgänge am Scheitel auszuüben im Stande ist, entsprechend geändert werden: die gehemmten Kanten müssen früher oder später ihren bestimmenden Einfluss auf die Blattstellung ganz verlieren und somit völlig aufhören.

Andererseits wird durch Verfinsterung die Bildung der Kanten überhaupt gehemmt oder schliesslich ganz verhindert; und somit muss auch ihre Einwirkung auf die Neuanlagen am Scheitel immer geringer werden, bis schliesslich die Contactverhältnisse

---

1) Vöchting, Ueber die Bedeutung des Lichtes etc. (Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXVI, 1894, Heft 3).

2) Goebel, Organographie der Pflanzen, I, 1898, p. 164, Anm. 3.

und die relative Grösse der Anlagen allein die Stellung der Organe bedingen.

Vöchting führt in der citirten Abhandlung eine Anzahl von Beispielen für Stellungsänderungen an, die er zum Theil auch am Scheitel zu verfolgen in der Lage war. Wie er auf Grund dieser vorzüglichen Beobachtungen zu dem Schlusse kommen konnte, dass „die Aenderungen selbst stets sprungweise geschehen" und sich für sie „in den blossen räumlichen Verhältnissen an den Scheiteln kein Grund finden" lasse[1]), ist mir geradezu unverständlich. So zeigt Vöchting's Fig. 7 auf Taf. XXIV, die einen Scheitel von *Lepismium radicans* darstellt, an dem die decussirte in $^1/_3$-Stellung übergeht, doch deutlich, dass die Blätter des letzten Quirls nach rechts hin genähert sind, und dass daher auf der linken Seite, auf der nun ein unpaares Blatt entsteht, auch der grössere Raum zur Verfügung stand. In schönster Weise zeigen ferner die in den Fig. 8—12 und 13—15 auf Taf. XXIV von Vöchting wiedergegebenen Serienschnitte, die für dieselbe Pflanze den Uebergang der decussirten zur $^1/_2$-Stellung veranschaulichen, dass die Aenderungen nicht sprungweise, sondern ganz allmählich vor sich gingen. Das Gleiche ergiebt sich aus den Fig. 16—19 (Taf. XXIV bei Vöchting), die wieder einen Uebergang von der decussirten in $^1/_3$-Stellung zur Darstellung bringen. Auch die Fig. 5 auf Taf. XXV, in der Vöchting einen entsprechenden Uebergang für *Phyllocactus* abbildet, macht die Stellung von Blatt 4 dadurch verständlich, dass schon die Blätter 1 und 2 etwas nach rechts genähert erscheinen.

Auch eigene Beobachtungen, die sich allerdings nur auf fertige Zustände beziehen, da ich nicht das Glück hatte, einen deutlichen Uebergang am Scheitel selbst studiren zu können, liessen darauf schliessen, dass die Uebergänge niemals ganz plötzlich eintreten, sondern sich stets durch eine gewisse Störung in der bisherigen Anordnung vorbereiten. Wenn an üppig wachsenden Stämmen eine Kante neu hinzutritt, so wird das sie begründende Blatt in der grössten Lücke hervorspriessen, die zwischen den schon vorhandenen Kanten gerade besteht, und wird nur dann zur Ausbildung kommen, wenn diese Lücke eine gewisse Grösse erreicht hat. Neben diesem, wohl am häufigsten verwirklichten Uebergang beobachtet man aber auch, dass sich eine Kante gewissermassen gabelt und so in zwei, zunächst noch stärker genäherte Kanten übergeht. Einen Fall

1) Vöchting, l. c., p. 47 des Sep.-Abdr.

dieser Art hat z. B. Vöchting in Fig. 9 (Taf. XXI) für *Phyllocactus* abgebildet. Ein ähnliches Verhalten beobachtete ich u. a. bei *Echinocactus Grusonii* Hildm. Der Stamm besass hier im unteren Theile 17, im oberen 18 Kanten. Die beiden an Stelle von einer Kante auftretenden Rippen verliefen zunächst etwas schief, gingen aber bald wieder in die verticale Richtung über. Es handelt sich in diesen Fällen wohl nicht um ein eigentliches Dédoublement, sondern um die bei Blattstellungsänderungen ja so häufig zu beobachtende Erscheinung, dass, wenn die Raumverhältnisse sich vergrössern, an Stelle eines Organes eben deren zwei angelegt werden.

Da sonach auf die Zahl der Kanten einerseits die Basis des Sprosses, andererseits aber auch das nachträgliche Hinzutreten oder Erlöschen von Kanten von Einfluss ist, so ist zu erwarten, dass schliesslich zwischen gewissen Grenzen jede beliebige Zahl als Kantenzahl auftreten kann. Hiermit im Zusammenhange wird auch die zu beobachtende Blattstellung eine sehr mannigfaltige sein können. Es ist so erklärlich, dass von Alexander Braun an bis auf die heutigen Tage zur Veranschaulichung seltenerer Stellungsverhältnisse gern kantige Cacteen als Beispiele herangezogen werden.

Um über die Häufigkeit der zu beobachtenden Kantenzahlen eine gewisse Orientirung zu erlangen, durchmusterte ich die Gewächshäuser des Berliner Gartens in der Art, dass ich, ohne jede absichtliche Auswahl, einfach an denjenigen Sprossen Abzählungen vornahm, die für mich ohne Umstände zu erreichen waren. Ich theile das Resultat dieser Abzählungen nachstehend mit, indem ich zunächst die Pflanzen, auf die sich dieselben beziehen, in systematischer Reihenfolge aufführe. Die Zahlen hinter den Namen geben die beobachteten Kantenzahlen an, die eventuell dahinter in Klammern gesetzten Zahlen bezeichnen, wie oft die betreffenden Kantenzahlen beobachtet wurden.

Cereus Chilensis Colla. — 9.
C. Spachianus Lem. — 12, 13 (2).
C. strigosus S.-D. — 16, 18.
C. candicans Gill. — 10 (2).
C. euphorbioides Haw. — 9.
C. Peruvianus Mill. — 4 (2), 5 (7), 6.
C. coerulescens S.-D. — 8.
C. grandiflorus Mill. — 4 (3), 5 (5).

C. pentagonus Haw. (= *spinulosus* DC.). — 5.
Cereus spec. — 4, 5.
Pilocereus scoparius Poselg. — 15.
Phyllocactus crenatus Lem. — 2 (6).
Phyllocactus spec. — 2 (25), 3 (2).
Epiphyllum truncatum Haw. — 2 (3).
Echinopsis obrepanda K. Sch. — 16.
E. Decaisneana Lem. (= *gemmata* K. Sch.). – 15.
E. multiplex Zucc. — 13 (2).
E. oxygona Zucc. — 12, 13, 14.
E. Huottii Lab. — 11.
E. Schickendantzii Web. — 15, 16 (2).
Echinocereus subinermis S.-D. — 6.
E. Scheeri Lem. — 8 (3).
E. Salm Dyckianus Scheer. — 8 (4). — Kanten an einem Spross etwas gewunden.
E. leptacanthus K. Sch. — 4, 5 (4). — Kanten an drei Sprossen sehr deutlich gewunden.
E. glycimorphus Först. — 11.
E. pectinatus Eng. — 19.
E. paucispinus Rümpl. — 7 (9), 8. — Rippen der 7kantigen Sprosse am Scheitel gewunden.
E. acifer Lem. — 10, 11 (2).
E. Leeanus Lem. — 12.
E. Yaltieri hort. — 10.
Echinocactus haematacanthus Monv. — 18.
E. Grusonii Hildm. — 17 (2), 18, 22.
E. ingens Zucc. — 13, 20, 21.
E. recurvus Lk. et Otto. — 13.
E. Orcuttii Eng. — 13 (unten), 17 (oben).
E. Wislizeni Eng. — 21 (oben), 23 (tiefer).
E. tabularis Cels. — 21. — Kanten gewunden.
E. multiflorus Hook. — 15.
E. gibbosus DC. — 18.
E. Monvillei Lem. — 16.
Melocactus caesius Wendl. — 11, 12 (2), 13 (2).
M. depressus Hook. — 10.
M. communis Lk. et Otto. — 16.
Pfeiffera ianthothele Web. — 4 (3).
Rhipsalis pachyptera Pfeiff. — 2 (3), 3 (3).

Rhipsalis Regnellii G. A. Lindb. — 2 (4). — Daneben cylindrische Sprosse.

Rh. squamulosa K. Sch. — 3 (15).

Rh. anceps Web. — 2 (5), 3 (4).

In der folgenden Uebersicht habe ich alle Beobachtungen, ohne Rücksicht auf die einzelnen Arten, zusammengestellt. Ich benutze hierbei die im Druck leicht herzustellende, eine graphische Darstellung ersetzende Anordnung, die ich zuerst bei meinen *Helianthus*-Untersuchungen[1]) angewandt habe. In der oberen Reihe ist die Zahl der Kanten, darunter die Zahl der Beobachtungen in fortlaufender Numerirung aufgeführt.

2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23
1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2		2	2	2	2			2		
3	3	3	3		3	3		3	3	3	3		3	3	3	3			3		
4	4	4	4		4	4		4	4	4	4		4	4		4					
5	5	5	5		5	5		5	5	5	5			5							
6	6	6	6		6	6					6			6							
7	7	7	7		7	7					7										
8	8	8	8		8	8					8										
9	9	9	9		9	9					9										
10	10	10	10								10										
11	11		11																		
12	12		12																		
13	13		13																		
14	14		14																		
15	15		15																		
16	16		16																		
17	17		17																		
18	18		18																		
.	.																				
.	.																				
.	.																				
46	24																				

Diese Uebersicht zeigt, dass die Zahl der Kanten zwar sehr variiren kann, dass aber gewisse Zahlen entschieden häufiger als andere verwirklicht sind. In erster Linie sind dies, ganz ähnlich wie bei der Zahl der Randblüthen von *Helianthus annuus*[2]), Zahlen der Schimper-Braun'schen Hauptreihe, und zwar hier

1) A. Weisse, Die Zahl der Randblüthen an Compositenköpfchen in ihrer Beziehung zur Blattstellung und Ernährung (Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXX, 1897, p. 478 u. f.).

2) Vergl. meine citirte Arbeit, Tabelle IV.

die Zahlen 2, 3, 5, 8, 13 und 21. — Daneben sind auch deren Multipla, 10 = 2·5 und 16 = 2·8, sowie ferner die der ersten Nebenreihe

$^1/_3$, $^1/_4$, $^2/_7$, $^3/_{11}$, $^5/_{18}$, $^8/_{29}$ . . . .

entsprechenden Zahlen 7, 11 und 18 relativ häufig. Weisen diese Zahlen vorwiegend auf das Vorhandensein spiraliger Blattstellungen hin, so gehörten die Zahlen 4 und 6 aussschliesslich, zum Theil aber auch die Zahlen 8, 10, 12 etc., Quirlstellungen an. Dass auch die Zahlen 12 und 15 verhältnissmässig häufig sind, lässt sich wohl durch ihre unmittelbare Nachbarschaft mit den Gipfelzahlen 13 und 16 erklären.

Im ganzen betrachtet, geht aus der Uebersicht unzweifelhaft hervor, dass diejenigen Kantenzahlen die häufigeren sind, welche den Coordinationszahlen der auch sonst häufigeren Blattstellungssysteme entsprechen, also ein gewisses phyllotaktisches Gleichgewicht darstellen.

II. Euphorbien.

Während in der Familie der Cacteen alle Arten, mit alleiniger Ausnahme einiger Peireskien, ausgesprochene Stammsucculenten darstellen, gehört von den Euphorbien nur ein Theil der Gattung *Euphorbia* zu dieser physiologischen Gemeinschaft. Auch bei ihnen finden sich bei fortschreitender Reduction der Laubblätter dieselben auf Oberflächenvergrösserung hinzielenden Ausbildungsformen des Stammes, die wir bei den Cacteen kennen gelernt haben; nur für die *Opuntia*-Flachsprosse fehlt es an einer Analogie.

A. Euphorbien mit cylindrischen Sprossen.

Es gehören in diese Gruppe einerseits diejenigen zu den echten Stammsucculenten überleitenden Arten, bei denen die Laubblätter noch wenig reducirt sind und daher noch wichtige Assimilationsorgane darstellen, andererseits diejenigen Formen der eigentlichen Stammsucculenten, deren Sprosse einen ungefähr kreisrunden Querschnitt besitzen und in ihrer Tracht an Cylinder-Opuntien erinnern. Da dieselben in Bezug auf ihre Blattstellungsverhältnisse keine Besonderheiten darbieten, so beschränkte ich mich bei der Untersuchung auf die folgenden zwei Beispiele.

Euphorbia neriifolia L.

Die fleischigen, etwa zolldicken Sprosse sind mit Assimilationsgewebe bekleidet. An ihrem Gipfel entwickelt sich in der Vegetationsperiode ein Schopf von lanzettlich-eiförmigen Blättern, die eine gewisse Aehnlichkeit mit Oleanderblättern besitzen, diese an Grösse aber wesentlich übertreffen. Sie zeigen decussirte Stellung. Ich habe die Endknospe der Pflanze nicht untersucht, zweifle aber, nach den bei anderen Euphorbien gemachten Erfahrungen, nicht daran, dass die jungen Blätter unter den gewöhnlichen Contactverhältnissen angelegt werden. Während der Ruheperiode fallen die Blätter ab, und die Pflanze nimmt dann das Aussehen einer echten Stammsucculenten an.

Euphorbia globosa Sims.

Die Pflanze erinnert in ihrer Tracht an *Opuntia ovata* und verwandte Cylinder-Opuntien. Der Hauptstamm ist ungefähr kugelförmig. Aus dem oberen Theile desselben wachsen neue Sprosse hervor, die an ihrem Gipfel gleichfalls kugel- oder eiförmig anschwellen. Die aus diesen hervorspriessenden Zweige besitzen eine dünnere Basis, verdicken sich aber gleichfalls allmählich. Die Oberfläche der Sprosse erscheint mit den rautenförmigen Blattbasen besetzt, die eine spiralige Anordnung zeigen und in der Mitte die Narbe des früh abgefallenen, kleinen Blattes tragen. Diese Blattbasen stehen miteinander in inniger Berührung, und zwar treten bei ihnen im allgemeinen die 3er- und 5er-Parastichen als Contactzeilen auf. Im Gegensatz zu Wetterwald, der die Blatt- und Sprossbildung dieser Art näher studirt hat[1]), konnte ich die 5er-Zeilen niemals als eigentliche Orthostichen auffinden; dieselben zeigten vielmehr an den von mir untersuchten Sprossen einen allerdings mehr oder weniger steilen, aber stets schrägen Verlauf. Als ungefähre Divergenz kann wohl $^5/_{13}$ angesehen werden.

Die Blattbasen sind bei dieser Art noch ziemlich flach, stellen aber doch schon die erste Stufe von Mamillenbildung dar. In ausgesprochenem Maasse zeigt diese Form der Oberflächenvergrösserung *Euphorbia mamillaris* L., die allerdings insofern auch schon zu den kantigen Arten überleitet, als bei ihr die Blattkissen zu senkrecht verlaufenden, stumpfen Kanten verschmelzen[2]).

1) X. Wetterwald, Blatt- und Sprossbildung bei Euphorbien und Cacteen (Nova Acta, LIII, No. 4, 1889, p. 396).

2) Vergl. Wetterwald, l. c., p. 400. — Goebel, Pflanzenbiolog. Schilderungen, I., p. 62 und Taf. I, Fig. 2.

B. Euphorbien mit Kantenbildung.

Wie bei den Cacteen, vereinige ich auch hier mit der Besprechung der mehrkantigen die der zweiflügeligen Sprosse.

Die Art der Kantenbildung stimmt bei den meisten kantigen Euphorbien in der Hauptsache mit der bei den Cacteen beschriebenen überein. Nur bei *Euphorbia splendens* kommen die Kanten in gänzlich abweichender Weise zu Stande. Ich beginne die Beschreibung der von mir untersuchten Formen mit dieser Art.

Euphorbia splendens Bojer.

Diese in unsern Gewächshäusern häufig kultivirte, strauchartige Pflanze besitzt an den Enden der Zweige etwa 5 cm lange, lanzettlich-eiförmige Blätter, die ungefähr nach $^5/_{13}$, jedenfalls nach einer zwischen $^2/_5$ und $^3/_8$ liegenden Divergenz angeordnet sind. Die Angabe Wetterwald's, dass die Divergenz $^2/_5$ sei[1]), kann ich nicht bestätigen. Auch an den erwachsenen Sprossen sind die Blattnarben so angeordnet, dass die 5er-Reihen spiralig gewunden erscheinen. Jedes Blatt besitzt zwei Nebenblätter, die bald zu kräftigen Dornen heranwachsen[2]). Die Laubblätter fallen am Ende der Vegetationsperiode ab, während die Dornen den Zweigen dauernd als Schutzorgane erhalten bleiben. Dieselben stehen auf mässig hohen, kissenartigen Vorwölbungen, die in eigenartiger Weise zu fünf gewundenen Kanten verwachsen und so dem Stamme eine abgerundet fünfeckige Querschnittsform verleihen. Bezeichnet $St_{1,l}$ das linke, $St_{1,r}$ das rechte Nebenblatt von Blatt 1, so sind, bei rechtsläufier Grundspirale, die fünf Rippen durch Verwachsen folgender Stipulargebilde entstanden:

$$St_{0,r} + St_{2,l} + St_{5,r} + St_{7,l} + \ldots$$
$$St_{1,r} + St_{3,l} + St_{6,r} + St_{8,l} + \ldots$$
$$St_{2,r} + St_{4,l} + St_{7,r} + St_{9,l} + \ldots$$
$$St_{0,l} + St_{3,r} + St_{5,l} + St_{8,r} + St_{10,l} + \ldots$$
$$St_{1,l} + St_{4,r} + St_{6,l} + St_{9,r} + St_{11,l} + \ldots$$

Dieser eigenartigen Entstehung der Kanten entsprechend, befinden sich die Hauptblätter bezw. deren Narben nicht auf den Kanten, sondern in den zwischen je zwei Kanten liegenden Furchen.

1) Wetterwald, l. c., p. 388.

2) Delbrouck in Botan. Abh. v. Hanstein, II, 1875, p. 78.

Fig. 16, Taf. IX ist eine Querschnittszeichnung durch die Endknospe eines Sprosses, an dem die Blätter in rechtsläufiger Spirale standen. Die Divergenz liegt dem Grenzwerth näher als $^2/_5$. Zwischen den Nebenblättern $St_{1,r}$ und $St_{3,l}$ ist bereits die Verwachsung sichtbar. Der Schnitt zeigt ferner, dass, wie bereits von Schwendener hervorgehoben worden ist[1]), die am Stammscheitel herrschenden Contactverhältnisse anderen Dikotylen gegenüber keine Besonderheiten darbieten. Ueberall stehen die jungen Organe auch in seitlichem Contact mit den benachbarten älteren.

Die Axillarknospen bleiben meistens sehr klein und rücken bald auffällig am Stamme empor. Ihre Entwickelung ist von Wetterwald des näheren studirt worden[2]). Die beiden ersten Blätter werden transversal angelegt, die übrigen schliessen sich in gewohnter Weise an. Meistens stellt die Knospe nach Entwickelung von etwa fünf Blättern ihr Wachsthum ein und geht schliesslich bei fortschreitender Korkbildung, nach etwa zwei Jahren, gänzlich verloren. Nur die zu neuen Zweigen ausgewachsenen Knospen bleiben von diesem Schicksal verschont.

Euphorbia grandidens Haw.

Der Hauptstamm dieser baumartigen Euphorbie[3]) ist vier- oder fünfkantig. „Aus der nächsten Umgebung der Spitze eines Sprosses wachsen", wie Wetterwald angiebt[4]), „jeden Sommer drei bis vier und mehr Zweige hervor, auf denen dann später eine analoge Verzweigung erfolgt. Der centrale Spross eines jeden Verzweigungssystems ist gewöhnlich vierkantig, während die rings um denselben stehenden nur drei Kanten haben. Diese Kanten, welche aus den mächtig sich entwickelnden Blattbasen entstehen, verlaufen jedoch nicht in continuirlicher Linie vom Stengelgrunde bis zu seiner Spitze, sondern erfahren bei jeder Blattachsel eine Einsenkung und zudem oft noch eine schwache schraubige Drehung. Auf diesen Kanten, die seitlich stark zusammengedrückt sind und daher flügelartig am Stengel hinlaufen, befindet sich die Blattlamina, auf jeder Seite mit einem 8—10 mm langen Dorn; diese Dornen entwickeln sich lateral zu beiden Seiten aus der ersten

1) Schwendener, Ges. Botan. Mitth., I, p. 177.
2) Wetterwald, l. c., p. 389.
3) Habitusbild bei Goebel, Pflanzenbiol. Schilderungen, I, p. 64, Fig. 31.
4) Wetterwald, l. c., p. 381 u. f.

Anlage des Blattes und sind daher Nebenblätter. Die Ansatzstelle der beiden Dornen bildet einen kleinen Wulst, und innerhalb desselben steht die Blattlamina, die in ihrer grössten Breite, die mit der Verbindungsebene der beiden Nebenblätter zusammenfällt, etwa 2 mm misst und ungefähr die Form eines gleichseitigen Dreiecks hat. Schon in geringer Entfernung von der Spitze verwelkt diese Lamina und fällt ab, sodass von dem Blatte nur noch die dornenartigen Nebenblätter übrig bleiben."

Alle diese Angaben Wetterwald's kann ich voll bestätigen. Nach meinen eigenen Beobachtungen hatten nur die vier- und fünfkantigen Zweige gerade Kanten, während an den dreikantigen Sprossen die Kanten stets spiralig gewunden erschienen. An jenen standen die Blätter in decussirter Anordnung bezw. nach der $^2/_5$-Spirale, an diesen gleichfalls in spiraliger Anordnung mit einer etwas über $^1/_3$ hinausgehenden Divergenz. Da bei der decussirten Blattanordnung kein Grund zu einem schiefen Verlauf der Kanten vorliegt, so ist ihre verticale Richtung ohne weiteres verständlich. Auch der gerade Verlauf an den relativ dicken fünfkantigen Achsen ist nicht auffällig, da ja die $^2/_5$-Stellung an ausgebildeten Zweigen der Dikotylen sehr häufig ist. Ob auch am Scheitel solcher Sprosse die 5er-Zeilen genaue Orthostichen bilden, konnte ich leider nicht untersuchen, da mir kein derartiger Scheitel zur Verfügung stand. Bezüglich der dreikantigen Zweige gebe ich nachstehend die Beschreibung von zwei Ende März 1903 genauer untersuchten Fällen.

Spross I. Der über 10 cm lange Zweig war im unteren Theile stark hakenförmig gebogen und war im ganzen Verlaufe dreikantig mit rechts-gewundenen Zeilen. Auch die Blätter standen in rechtsläufiger Spirale. Die scheinbare Torsion der Kanten betrug bei einem 34 Blätter tragenden Stengelstück von etwa 9 cm Länge ungefähr 120°, sodass dieselbe also pro Blatt etwa 4° ausmachte. Die Divergenz betrug demnach etwa 124°.

Spross II. Der ca. $6^1/_2$ cm lange Axillarspross war am Grunde zweikantig, ging dann aber nach kurzer Uebergangsstellung in einen dreikantigen über. An dem kurzen zweiflügeligen Theile standen links und rechts, also transversal zu der durch Stamm und Tragblatt zu legenden Mediane, die beiden ersten Blätter; dementsprechend war auch die Abflachung der Art, dass der grössere Querdurchmesser dieses Stengeltheiles transversal gerichtet

war. Das dritte Blatt stand nach vorn[1]), genau median, ebenso das vierte hinten; es folgten dann Blatt 5 links-vorn, 6 rechts-vorn, 7 hinten, 8 wieder links-vorn u. s. w. in linksläufiger Spirale. Die Blattkissen von 3 und 4 verliefen kantenartig ein kurzes Stück nach unten und oben, ohne jedoch mit den anderen Blattbasen zu fortlaufenden Kanten zu verschmelzen. Erst von den Blättern 5, 6 und 7 ausgehend, begannen die den ganzen Spross entlang verlaufenden Kanten. Dieselben waren deutlich linksgewunden. Am Zweige waren im ganzen 23 Blätter entwickelt. Auf dem zwischen den Blättern 6 und 21 liegenden Sprosstheil betrug die Windung etwa 60°, sodass also wiederum die Divergenz zwischen zwei Blättern etwa 124° ausmachte. Auch in der Endknospe setzte sich die linksläufige Spiralstellung in gleicher Weise fort. Fig. 17, Taf. IX stellt einen Querschnitt durch dieselbe dar. Derselbe zeigt insofern eine kleine Unregelmässigkeit, als die Spreite von Blatt 5 auffallend frühzeitig, wohl in Folge einer Verletzung, im Abtrocknen begriffen war. Tiefer geführte Schnitte durch dieselbe Knospe bewiesen jedoch, dass die Basis von Blatt 5 völlig normal gebildet war, sodass die hier herrschenden Contactverhältnisse keine Störung erlitten hatten. Die Mitte der Basis von Blatt 5 lag, wie zu erwarten, etwas dem Blatt 3 genähert, während in der gezeichneten Schnittebene Blatt 5 gerade über 2 zu stehen scheint. An dem mit der Camera lucida aufgenommenen Querschnittsbilde wurden folgende Divergenzwinkel gemessen:

zwischen	Blatt	1	und	2	= 128°,
„	„	2	„	3	= 127°,
„	„	3	„	4	= 120°,
„	„	4	„	5	= 113°,
„	„	5	„	6	= 150°,
„	„	6	„	7	= 109°.

Die Divergenz betrug also im Durchschnitt etwa 124 $^1/_2$°. Es geht hieraus hervor, dass die „gewundenen" Kanten in unserem Falle nicht etwa durch nachträgliche Drehungen entstanden sind, sondern dass die Blätter sogleich in der Knospe mit einer $^1/_3$ etwas übersteigenden Divergenz angelegt werden. Ein nur wenig

1) Dieser Befund steht im Gegensatz zu der Angabe von Wetterwald, nach der das 3. Blatt der Knospe dem Stamme zugewandt ist (vergl. Wetterwald, l. c., p. 385). Wahrscheinlich gehört die Pflanze, ähnlich wie *E. antiquorum*, in die Gruppe derjenigen Gewächse, bei denen das 3. Blatt bald nach vorn, bald nach hinten fällt.

tiefer geführter Schnitt zeigte deutlich, dass die Kantenbildung, ähnlich wie bei den Cacteen, sehr frühzeitig beginnt. Das Mark des Stammes besass auf diesem Schnitte eine ausgesprochen dreieckige Gestalt. Die Blattspuren nehmen an der „Windung" Theil, sodass in dieser Querschnittslage die Blattstellung eine echte $^1/_3$-Stellung vortäuscht.

Für das Zustandekommen der an *Euphorbia grandidens* beobachteten Blattstellung dürften dieselben Factoren maassgebend sein, auf die ich schon bei Besprechung einiger gewundene Kanten aufweisender Cacteen kurz hingewiesen habe. Die auf dem Querschnitt, Fig. 17, Taf. IX, zu beobachtenden Contactverhältnisse sind der Art, dass man aus ihnen allein eine Spiralstellung mit einer $^2/_5$ nahen Divergenz abzuleiten geneigt wäre. Man erwartet z. B. Blatt 6 nicht über Blatt 3, sondern in der zwischen 3 und 4 liegenden Lücke, und ähnliches gilt für die übrigen Blätter. Es ist somit klar, dass, wenn die Contactverhältnisse allein maassgebend gewesen wären, eine Spiralstellung gewöhnlicher Art hätte resultiren müssen. Da nun aber auch die Kantenbildung frühzeitig hervortritt, so wird durch dieselbe, wie ich bei den kantigen Cacteen des näheren und wiederholt auseinandergesetzt habe, der Scheitel in der Weise beeinflusst, dass derselbe in der Richtung der Kanten eine Wachsthumsförderung erfährt. Würde dieser Factor allein wirksam sein, so müsste die genaue $^1/_3$-Stellung resultiren. Nun ist die Kantenbildung aber bei unserer Species noch nicht in so ausgesprochener Weise ausgebildet, dass der andere Factor gänzlich vernachlässigt werden könnte. Die Kanten verlaufen vielmehr, wie schon Wetterwald bemerkte[1]), „nicht in continuirlicher Linie vom Stengelgrunde bis zu seiner Spitze, sondern erfahren bei jeder Blattachsel eine Einsenkung". Hierdurch erscheint der Verband der Blätter in der Richtung der Kanten noch etwas gelockert, sodass auch der andere Factor, die Contactwirkung, zur Geltung kommen kann. Beide Factoren wirken nun aber genau so zusammen, wie ein der Wachsthumsförderung durch die Kantenbildung entsprechender Zug und ein den Contactverhältnissen entsprechender Druck bei rein mechanischen Vorgängen zusammenwirken müsste. Könnte man die Grösse der beiden Componenten nach einem gemeinschaftlichen Maass durch eine gerade Linie darstellen, so wäre man in der Lage, die Resultante nach dem

---

1) Wetterwald, l. c., p. 382.

Gesetz vom Parallelogramm der Kräfte zu construiren. Selbstverständlich ist es zur Zeit unmöglich, diese Daten exact zu liefern, sodass man sich also nur im allgemeinen eine Vorstellung von dem Zusammenwirken beider Factoren machen kann. Jedenfalls sieht man ein, dass die Divergenz in unserem Falle zwischen $^1/_3$ und $^2/_5$ liegen muss.

Durch welche Ursachen die Kanten- bezw. Flügelbildung bei den Euphorbien hervorgerufen wird, ist zwar noch nicht experimentell entschieden, doch dürfte auch bei ihnen dem Lichte eine wesentliche Bedeutung zukommen. Ein von Goebel in diesem Sinne mit einer anderen Euphorbiacee eingeleiteter Versuch scheiterte daran, dass die Versuchspflanze im Dunkelzimmer schlecht wuchs[1]). Andererseits zeigten die von Goebel mit *Euphorbia alicornis* ausgeführten Stecklings- und Kröpfversuche[2]), dass hier auch Correlationsverhältnisse mitsprechen, indem die Zahl der Kanten an kräftigen Seitensprossen, wie an der Hauptachse, grösser als an gewöhnlichen Seitenzweigen wird.

Wie Wetterwald angiebt[3]), bleiben die in den unteren Blattwinkeln des Muttersprosses erzeugten Axillarknospen von *Euphorbia grandidens*, sowie auch von anderen Arten, meistens in ihrer Entwickelung bei der Anlage des ersten, lateral gestellten, Vorblattes stehen, oder sie bilden überhaupt keine Blätter aus. An das erstere Verhalten knüpft Hans Winkler, in Anlehnung an Wetterwald[4]), die Frage[5]), „wie man es sich vom rein mechanischen Standpunkte aus zu erklären habe, warum auf der andern Seite unter gleichen Druck- und Raumverhältnissen das zu erwartende Blatt nicht angelegt wird, resp. erst sehr viel später erscheint“.

Diese Frage zeigt, dass Winkler die Aufgabe der mechanischen Blattstellungstheorie völlig verkennt. Nie ist es den Vertretern dieser Lehre eingefallen, die Blattbildung erklären zu wollen, sondern eben nur ihre Stellung. Ob am Scheitel Blätter erzeugt werden sollen oder nicht, hängt selbstverständlich ebenso von inneren Ursachen ab, wie die relative Grösse und Gestalt der

1) Goebel, Ueber die Einwirkung des Lichtes etc. (Flora 1895, p. 107).

2) Goebel, l. c., p. 113 u. f. — Organographie, I, p. 194.

3) Wetterwald, l. c., p. 385.

4) Ders., l. c., p. 407.

5) Hans Winkler, Untersuchungen zur Theorie der Blattstellungen, I (Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXXVI, 1901, p. 31).

Blätter aus inneren, also z. Z. gänzlich unbekannten, Ursachen hervorgeht. Die Anschlusstheorie will eben nur den Ort angeben, wo unter den vorhandenen Verhältnissen die Neubildungen einzutreten haben; wann diese aber hervorspriessen, ist für sie völlig gleichgültig.

Euphorbia antiquorum Forsk.

Ich habe an dieser Art nur dreikantige Sprosse beobachtet. Die Kanten verliefen stets gerade und traten am Stamme gleichmässig hervor. Ich lasse sogleich die Beschreibung der einzelnen Beobachtungen folgen, zu denen das Material am 20. März 1903 eingelegt war.

Spross I. Der Zweig war ca. 20 cm lang und hatte im ganzen 43 Blätter entwickelt. Ganz am Grunde, lateral zum Muttersposs, waren die Narben der beiden Vorblätter sichtbar. Das 3. Blatt war nach vorn, das 4. nach hinten gerichtet. Während der Zweig am Grunde stielrund war, erschien er in der Höhe der Blätter 3 und 4, auf einer Entfernung von ungefähr 2 cm, seitlich zusammengedrückt. Es folgten nun Blatt 5 links-vorn, 6 gerade rechts, 7 links-hinten, 8 über 5 u. s. w. in linksläufiger Spirale mit der Divergenz $^1/_3$. Der Stamm zeigte von den Blättern 5, 6 und 7 an eine dreikantige Form. Die einzelnen Kanten traten bis $1\,^1/_2$ cm weit am Stamme hervor; der von Blatt 5 ausgehende Flügel war etwas breiter als die beiden anderen. Auf den einzelnen Kanten folgten je zwei übereinander stehende Blätter unten in 25—20 mm, in der Mitte in 20—15 mm, oben in ca. 10 mm Abstand. Die eigentlichen Laubblätter sind sehr weit reducirt, sie stellen rundliche, 2—3 mm lange, grüne Schüppchen dar, die von je zwei Stipulardornen flankirt werden. Die Axillarknospen stehen etwa 3 mm weit über den zugehörigen Tragblättern.

Durch die Endknospe wurde eine Serie von Querschnitten angefertigt, aus denen eine flache Einsenkung des Scheitels hervorging. Die Fig. 18, 19, 20, Taf. IX geben drei aufeinander folgende Schnitte wieder, und zwar ist Fig. 18 der höchste, 20 der tiefste Schnitt. Man sieht, wie die Kantenbildung sehr frühzeitig beginnt und somit ihren Einfluss auf den Scheitel auszuüben im Stande ist. Die jungen Blätter 7, 8 und 9 stehen nahe ihrer Insertion, wie Fig. 20 zeigt, kaum in seitlichem Contact; in höherer Lage wird ihre Berührung aber innig (vergl. Fig. 19). Aus Fig. 20 geht ferner hervor, dass die jungen Blätter nicht ganz genau über den nächst

älteren derselben Kante angelegt werden, sondern in demselben Sinne, wie bei *Euphorbia grandidens*, nur in wohl etwas geringerem Maasse, verschoben. So fällt z. B. die Mitte von Blatt 8 (Fig. 20) etwas nach rechts, nach der zwischen 5 und 6 liegenden Lücke hin, ebenso Blatt 9 und 10 in demselben Sinne. Die Blätter werden also zunächst so angelegt, dass ihre Divergenz etwas mehr als 120° beträgt. Trotzdem wird diese, offenbar durch die Mitwirkung der Contactverhältnisse bedingte Stellung nicht beibehalten, sondern bei fortschreitender Kantenbildung in die genaue $^1/_3$-Stellung verwandelt. Die stärkere und ununterbrochene Ausbildung der Kanten von *Euphorbia antiquorum* macht dieses Verhalten *E. grandidens* gegenüber verständlich.

Durch einige Axillarknospen des Sprosses wurden gleichfalls Querschnitte angefertigt, um über die Stellung der ersten Blätter Aufschluss zu erhalten. In allen Fällen standen die beiden ersten Blätter transversal und die beiden folgenden median; das 3. Blatt fiel bald auf die Stamm-, bald auf die Tragblattseite. Es wird hierdurch wahrscheinlich, dass auch für *E. grandidens* ein Gleiches gilt. An einer Knospe waren in den Achseln der beiden Vorblätter Axillarknospen II. Ordnung angelegt, die bereits eine ziemlich weit vorgeschrittene Entwickelung zeigten. An diesen beiden Knospen war das erste Vorblatt nach derselben Seite, nämlich nach der Spitze des Hauptsprosses zu, gerichtet. Nach derselben Seite fiel auch das 4. Blatt der Axillarknospe I. Ordnung, sie war somit für die Knospe II. Ordnung die freiere. Bei einer dieser Knospen war auch schon das zweite Vorblatt angelegt; es stand, wie zu erwarten, dem ersten gegenüber und zwar diesem auf der Aussenseite, also nach dem Tragblatte hin, etwas genähert.

Spross II. Derselbe zeigte am Grunde einen ähnlichen Bau wie Spross I; er war 6 $^1/_2$ cm lang und hatte 16 Blätter entwickelt, von denen die 12 oberen in rechtsläufiger Spirale an den drei gerade verlaufenden Kanten standen. Durch die Endknospe wurde ein medianer Längsschnitt so gelegt, dass er durch die Mitte einer Kante und der gegenüberliegenden Furche hindurchging. Derselbe ist in Fig. 21, Taf. IX abgebildet. Rechts ist die Kante, links die Furche getroffen. Der Schnitt zeigt deutlich die Einsenkung des Scheitels, sowie den grossen Gegensatz zwischen der Kanten- und Furchenseite. Dem dreikantigen Stamm-Querschnitt entsprechend, erscheint sowohl das Mark als auch das Rindengewebe auf der Kantenseite in seiner Ausbildung stark gefördert. Auch die Knospen-

lage der Blätter ist bemerkenswerth. Während bei den Cacteen vorwiegend die Haare den Scheitel zu schützen haben, fungiren hier die Blätter selbst, indem sie den Scheitel in mehreren Lagen dachartig überdecken, als Schutzorgane.

Auch von diesem Spross wurden einige Axillarknospen in Bezug auf die Blattstellung untersucht; sie lieferten nur neue Belege für das Schwanken in der Stellung des 3. Blattes. Auch die Stellung des 5. Blattes kann recht verschiedenartig sein. In einem Falle fiel es, wie 3 und 4, in die Mediane.

Spross III. Derselbe war gleichfalls ein Axillarzweig. Er zeigte an der stielrunden Basis die Narben der Vorblätter. Das 3. Blatt stand vorn, das 4. hinten, beide etwas nach links hin genähert. Blatt 5 folgte rechts-vorn, 6 links-vorn, 7 gerade hinten, dann 8 über 5, 9 über 6 u. s. w. in rechtsläufiger Spiralstellung mit der Divergenz $^1/_3$. Von Blatt 5 ab begann die Kantenbildung. Eine Kante fiel median nach hinten, die beiden anderen nach rechts- und links-vorn.

Spross IV. An diesem Axillartriebe befand sich das dritte Blatt hinten; Blatt 4 war nach rechts-vorn, 5 nach links, 6 nach rechts-hinten, 7 gerade nach vorn gerichtet. Mit den Blättern 6, 7, 8 begann die Ausbildung der drei Kanten, von denen also eine median nach vorn, die beiden anderen schief nach hinten gestellt waren.

Euphorbia grandicornis hort.

Bei dieser Art ist, wie schon Goebel hervorhebt[1]), die Rippenbildung ganz besonders ausgeprägt. Die Rippen sind hier zu flachen Flügeln entwickelt, auf deren Kanten die grossen Dornen sitzen. Dieselben sind auch bei dieser Species als metamorphosirte Nebenblätter anzusehen. Die Flügel erreichten an einigen Exemplaren des Berliner Botanischen Gartens eine Breite von über 5 cm. Die Sprosse zeigen eine, wohl den Vegetationsperioden entsprechende Gliederung. Ich untersuchte von dieser Pflanze den Aufbau einiger Achselsprosse:

Spross I. Die beiden transversal gestellten Vorblätter waren dem Tragblatte genähert. Blatt 3 fiel nach hinten, 4 nach vorn, Blatt 5, gleichfalls median, nach hinten. Es folgten nun Blatt 6

1) Goebel, Pflanzenbiol. Schilderungen, I, p. 63. — Habitusbild, p. 62, Fig. 29. — Querschnitt, p. 63, Fig. 30.

links-vorn, 7 rechts-vorn, 8 hinten u. s. w. in linksläufiger Spirale mit der Divergenz $1/3$. Der Spross war von Blatt 5 aufwärts dreiflügelig. Die Flügel waren bisweilen etwas wellig, verliefen aber im übrigen gerade.

Spross II. Die Stellung der untersten Blätter war nicht mehr deutlich zu constatiren. Das erste sicher zu beobachtende Blatt, das wohl das 5. des Sprosses war, stand gerade hinten, es folgten nun Blatt 6 links-vorn, 7 rechts, 8 links-hinten, 9 vorn und etwas links, 10 rechts-vorn, 11 gerade hinten, 12 links-vorn, dann 13 über 10 u. s. w. in linksläufiger Spirale, von Blatt 10 ab mit der Divergenz $1/3$; dagegen war die Stellung der Blätter 5—9 noch unregelmässig; die schon hier beginnenden, aber noch wenig hervortretenden Kanten verliefen dementsprechend etwas schief, erst von Blatt 10 an konnten sie als Orthostichen gelten.

Spross III. Auch dieser Axillartrieb zeigte am Grunde des Sprosses eine abweichende, der $2/5$-Stellung sich nähernde Blattstellung, die erst mit fortschreitender Ausbildung der Rippen in die genaue $1/3$-Stellung überging.

Euphorbia canariensis L. und verwandte Formen.

E. canariensis zeigt vollständig das Aussehen eines Säulencactus. Meistens besitzen die Stämme vier Kanten, und die Blätter stehen dann in alternirenden zweigliedrigen Quirlen; doch finden sich nicht selten auch fünfkantige Achsen mit $2/5$-Stellung der Blätter. Die Kanten verlaufen stets gerade. Die Rippenbildung beginnt sehr frühzeitig; sie macht sich, wie aus Goebel's Abbildung[1]) zu entnehmen ist, schon am hypokotylen Gliede der Keimpflanze bemerkbar, indem schon von den beiden Kotyledonen Kanten herablaufen.

Die Entwickelung der Axillarknospen dieser Pflanze ist von Wetterwald genauer studirt worden. Er kommt zu dem bemerkenswerthen Ergebniss[2]), dass das erste Blatt nicht, wie es bei den Dikotylen die Regel ist, lateral, sondern median angelegt wird, und zwar tritt es auf der dem Tragblatte gegenüberliegenden Seite des Vegetationspunktes hervor. Zuweilen entsteht, dem ersten Blatte gegenüber, bald noch ein zweites; dann aber stellt die Knospe ihr Wachsthum meistens ein. Da die Knospe einerseits

1) Goebel, Pflanzenbiol. Schild., I, p. 67, Fig. 38.

2) Wetterwald, l. c., p. 386 u. f.

auffallend tief eingesenkt hervorspriesst, andererseits die Kantenbildung gerade in der Richtung der Mediane ein lebhaftes Wachsthum bedingt, so wird diese abweichende Stellung des ersten Blattes immerhin einigermassen erklärlich; jedoch lassen sich die mechanischen Verhältnisse, die in dem Blattwinkel herrschen, nicht so weit abschätzen, um diese Stellung als die allein mögliche erscheinen zu lassen. Wie Wetterwald bemerkt[1]), wird bei der im Habitus so ähnlichen *Euphorbia virosa* Willd. das erste Blatt des Achselsprosses gerade auf der entgegengesetzten Seite, nämlich dem Tragblatte zugewandt, angelegt. Wahrscheinlich würde ein genaueres Studium ergeben, dass die Stellung des ersten Blattes bei beiden Arten schwankt, ähnlich wie dies bei den Euphorbien mit zwei lateralen Vorblättern für das dritte Blatt der Fall ist.

Vier Kanten bei decussirter Blattstellung beobachtete ich ferner bei *Euphorbia Ammak* Schwnfth., *E. lactea* Haw. und *E. pentagona* Haw. Bei den beiden letztgenannten Arten treten daneben aber auch drei- und fünfkantige Sprosse auf. Diese sind bei *E. pentagona* für alle kräftigen Achsen die Regel. An dünneren Sprossen ist dagegen die $^1/_3$-Stellung sehr häufig. Die Kanten sind in diesem Falle mehr flügelartig ausgebildet. An den Achsen von *E. lactea* beobachtete ich wiederholt einen Wechsel in der Kantenzahl. So war ein Spross am Grunde dreiflügelig, wurde dann aber dadurch, dass in einer Furche noch eine neue Rippe hervortrat, vierkantig. In einem andern Falle ging ein dreikantiger Spross dadurch in einen fünfkantigen über, dass in ungefähr gleicher Höhe in zwei Furchen je eine neue Rippe gebildet wurde. An einem Axillarzweig dieser Pflanze beobachtete ich am Grunde einige Blätter in abweichender Anordnung, dann aber wurde der Spross dreikantig.

Die grösste Kantenzahl beobachtete ich bei *Euphorbia fruticosa* Forsk. An einem älteren Exemplar des Berliner Gartens zählte ich 12 Kanten. Die Achselzweige dieser Art sind am Grunde cylindrisch. Es treten sodann meistens zunächst fünf Kanten hervor, zu denen allmählich, in ähnlicher Weise wie bei *E. lactea*, neue hinzukommen.

Euphorbia alicornis Baker.

Während der Hauptstamm und die kräftigeren Zweige vier oder drei Kanten besitzen, sind die Seitenzweige stets zweiflügelig.

1) Wetterwald, l. c., p. 388.

Wie Goebel angiebt[1]), wachsen diese Flachsprosse, wenn sie als Stecklinge verwendet werden, zu orthotropen, mehrkantigen Sprossen aus.

Die beiden nachstehend beschriebenen Sprosse wurden am 20. März 1903 dem Gewächshause entnommen.

Spross I. Ein zweiflügeliger Axillarzweig von etwa 5 cm Länge und 1 ½ cm Breite. Er war, wie dies bei unserer Species die Regel ist, von Grund auf zweikantig. Es waren an ihm sieben Blätter entwickelt; dann folgte die Endknospe, von der in Fig. 22, Taf. IX eine Querschnittsansicht dargestellt ist. Die beiden jüngsten Blätter, 3 und 4, umfassen vom Scheitel nur gerade die Hälfte, sodass aus diesen Contactverhältnissen allein sich die ½-Stellung nicht erklären lässt. Offenbar macht sich aber wiederum die früh beginnende Kantenbildung in der Weise geltend, dass sie am Scheitel ein entsprechendes ungleichmässiges Wachsthum inducirt. Wie aus der Figur ersichtlich, ist der Scheitel ausgesprochen elliptisch, und zwar fällt die grosse Achse der Ellipse mit der Kantenrichtung zusammen. Wir begegnen also hier im wesentlichen denselben Verhältnissen, die wir schon bei den zweiflügeligen Cacteensprossen kennen gelernt haben.

Spross II. Ein älterer Axillarzweig von 15 cm Länge; bis 2 cm breit. Während der Spross im allgemeinen zweiflügelig gebaut war, hatte er am Grunde zwei Blätter, die zu den übrigen ungefähr gekreuzt standen. Die beiden Kanten fielen in diesem Falle in die Mediane des Muttersprosses, während sie sonst meistens transversal gerichtet sind. An dem zweiflügeligen Theile waren 14 Blätter entwickelt. Ihre Axillarknospen standen 2—3 mm weit über den zugehörigen Tragblättern. Auch in der Endknospe dieses Schnittes waren die jungen Blätter zweizeilig angeordnet.

Euphorbia xylophylloides Ad. Brongn.

Auch diese Art[2]) besitzt zweiflügelige Flachsprosse mit zweizeiliger Blattstellung. Ein genauer studirter Spross war 15 ½ cm lang. An dem rundlichen, aber auch schon schwach zweikantigen Grunde war er 5 mm, im mittleren, blattartig flachen Theile 8 mm breit. Die Entfernung zwischen zwei aufeinander folgenden Blättern

---

1) Goebel, Organographie, I, p. 194.

2) Habitusbild bei Goebel, Pflanzenbiolog. Schilderungen, I, p. 59, Fig. 27.

war sehr ungleich. Sie schwankte zwischen wenigen Millimetern und 3 cm. Die Endknospe zeigte im wesentlichen denselben Bau wie die von *Euphorbia alicornis.*

III. Asclepiadeen.

Aehnlich wie bei den Euphorbien, gehören auch von den Asclepiadeen nur relativ wenige Formen zu den Stammsucculenten. Am häufigsten sind die Arten dieser Familie bekanntlich windende Sträucher, seltener ausdauernde Kräuter oder auch Bäume und aufrechte Sträucher. Neben der auf besonderer Anpassung beruhenden Succulententracht verdient auch die ephedroide Tracht einer Anzahl stauchartiger Asclepiadeen hervorgehoben zu werden. Unter den uns hier allein näher interessirenden Stammsucculenten finden sich einige Arten mit cylindrischen glatten Stämmen, bei anderen treten dieselben beiden Formen von Oberflächenvergrösserung auf, die wir, ausser bei den Cacteen, auch bei den Euphorbien wiederfanden, nämlich einerseits die Bildung warzenartiger Hervorwölbungen, andererseits die Bildung vorspringender Kanten. Dagegen sind in dieser Familie Flachsprosse weder in der bei Opuntien vorkommenden Form, noch in der Gestalt von zweiflügeligen Sprossen zu beobachten.

A. Asclepiadeen mit cylindrischen Sprossen.

Als einziges Beispiel dieser Gruppe untersuchte ich

Ceropegia dichotoma Haw.

Während die meisten Arten der Gattung *Ceropegia* Sträucher von ephedroider Tracht sind, zeigen andere einen mehr oder weniger ausgesprochenen Succulentencharakter. Zu diesen gehört die genannte Art, von der ich ein gut entwickeltes Exemplar im April 1903 untersuchte. Der stielrunde Stamm war im unteren Theile etwa 2 cm, an der Spitze nur $^1/_2$ cm dick. Die schmal linealischen, etwa zolllangen Blätter fallen bald ab, sodass vorwiegend den Stengelorganen die Assimilationsthätigkeit zufällt. Die Blätter stehen, wie es in dieser Familie bekanntlich die Regel ist, in zweigliedrig decussirter Anordnung. Die Endknospe bot keine Besonderheiten dar.

B. Asclepiadeen mit Mamillenbildung.

In diese Gruppe gehören einige *Stapelia*-Arten, so besonders *Stapelia mamillaris* L., sowie Arten der Gattung *Echidnopsis*. Die erstgenannte Gattung besitzt bekanntlich allgemein decussirte Blätter. Es treten daher am Stamm vier Längsreihen von Höckern hervor, die bei den meisten Arten zu mehr oder weniger ausgesprochenen Kanten zusammenfliessen. Es erschien mir aus diesem Grunde zweckmässiger, die *Stapelia*-Arten vereint in dem nächsten Abschnitt zu besprechen. Aus der Gattung *Echidnopsis* untersuchte ich:

Echidnopsis cereiformis Hook. f.

Diese auch unter dem Namen *Stapelia cylindrica* und *Piaranthus fascicularis* in den botanischen Gärten seit längerer Zeit kultivirte Art[1]) besitzt einen fleischigen, eigenthümlich gefelderten Stengel, der in auffallender Weise an *Euphorbia mamillaris* erinnert. Der Stamm ist fast stielrund und erscheint nur an den Trennungsstellen der Felder schwach eingeschnitten. Die einzelnen Felder sind als mamillenartig hervortretende, sich nach allen Seiten berührende Blattkissen zu deuten. Sie tragen in der Mitte je ein winzig kleines Schuppenblatt. Meistens sind die Mamillen von regelmässig viereckiger Begrenzung. Sie stehen im allgemeinen in Längsreihen. An vier näher untersuchten Sprossen beobachtete ich, vom unteren Theile abgesehen, je acht bis zur Spitze verlaufende Reihen, in denen die Blattkissen in regelmässiger Alternanz in viergliedrigen Quirlen angeordnet waren. Am Grunde der einzelnen Sprosse war die Blattstellung unregelmässig. Die Zahl der Längskanten ist nämlich zunächst eine geringere, und es treten erst allmählich, mit dem Erstarken der Triebe fortschreitend, neue Reihen hinzu. Das eine neue Orthostiche einleitende Blattpolster zeigt meistens die Gestalt eines auf die Spitze gestellten Dreiecks, während die Felder der beiden benachbarten Längsreihen an der Stelle, an der sich das neue Organ dazwischen drängt, eine trapezartige Form annehmen. Wie Schumann bemerkt, wird auch an den Blüthen tragenden Zweigen der Verlauf der Längsreihen in der Nähe der Blüthenbüschel oft unregelmässig.

1) Vergl. K. Schumann, *Echidnopsis Virchowii* K. Sch., eine neue Stapeliee (Monatsschr. f. Cacteenkunde, III, 1893, p. 1 des Sep.-Abdr.).

Da die Blattstellung der Regel nach eine wirtelige ist, so ist dadurch auch der gerade Verlauf der Längsreihen gegeben. Von einer eigentlichen Kantenbildung kann man bei dieser Art aber noch nicht sprechen. Dagegen treten an der von Schumann als neue Art unterschiedenen *Echidnopsis Virchowii* K. Sch. am Stengel sechs deutliche Kanten hervor[1]).

C. Asclepiadeen mit Kantenbildung.

Die von mir untersuchten Arten hatten stets in Quirlen angeordnete Blätter und dementsprechend eine gerade Zahl von Kanten. Nach Schumann können in der Gattung *Huernia* aber neben 4 und 6 auch 5 Kanten auftreten[2]).

Stapelia Hanburyiana Brgr. et Rüst.

Ich konnte von dieser Art einen etwa einjährigen Sämling untersuchen, den ich am 20. März 1903 dem Gewächshause entnahm. Die Keimpflanze hatte ein fleischiges, etwa 1 $^1/_2$ cm langes hypokotyles Glied gebildet. Die Hauptachse hatte dicht über den beiden Kotyledonen das Wachsthum eingestellt. In der sie abschliessenden Terminalknospe waren nur zwei mit den Keimblättern alternirende, fleischige Blattanlagen entwickelt. Aus den Achseln der beiden Kotyledonen war je ein Axillarzweig hervorgesprossen, von denen der eine 6, der andere 6 $^3/_4$ cm Länge erreicht hatte. Beide trugen zwei transversale Vorblätter und dann in regelmässiger Decussation noch 12 bezw. 16 voll entwickelte Blattpaare. Die eigentlichen Blätter sind kleine, fleischige Schüppchen. Diese stehen auf mamillenartigen Kissen, die an ihrer Basis in der Längsrichtung zu Kanten verschmelzen, aber doch noch eine deutliche Gliederung zeigen. In noch auffälligerer Weise ist dies bei *Stapelia mamillaris* L. der Fall. Die Endknospen der beiden Sprosse zeigten die Fortsetzung der decussirten Stellung. Es waren noch je zwei Blattpaare angelegt, die in gewöhnlicher Weise in Contact standen.

In den Achseln der beiden Vorblätter des grösseren Zweiges waren zwei Axillarknospen im Austreiben begriffen. Beide hatten wiederum transversal zum Muttersposs gestellte Vorblätter, die

1) Schumann, l. c., p. 3, Fig. 1.

2) K. Schumann, *Asclepiadaceae* in Engler-Prantl, Nat. Pflanzenfam., IV, 2 (1894), p. 280 und p. 279, Fig. 84, *F* (*Huernia macrocarpa* [A. Rich.] Schwnfth.).

grössere Knospe auch schon ein mit diesen decussirt stehendes Blattpaar entwickelt. Auch in den übrigen oberhalb eines Blattkissens liegenden Winkeln waren kleine Axillarknospen sichtbar.

Stapelia lepida Jacq.

Die Pflanze zeigt im wesentlichen denselben Habitus wie die vorstehend beschriebene Art. Die etwa $1^1/_2$ cm starken Stengel tragen die decussirt gestellten Blattkissen in vier zu gebuchteten Kanten vereinigten Längsreihen.

Stapelia Sisyphus H. Damm.

Die gleichfalls vierkantigen Sprosse dieser Pflanze haben ein entschieden cactusähnliches Aussehen. Die kleinen, rundlichen, flachen Blätter erinnern an die von *Euphorbia antiquorum.*

Stapelia tsomoensis N. E. Brown.

Diese Art gleicht noch mehr einem vierkantigen Säulencactus. Nur das Fehlen von Dornen und Haaren weist auch bei oberflächlicher Betrachtung auf die Zugehörigkeit zur Gattung *Stapelia* hin.

Caralluma Munbyana N. E. Brown.

Die auch *Boucerosia Munbyana* Dcne. benannte Pflanze hat in ihrem Habitus mit *Stapelia Sisyphus* grosse Aehnlichkeit. Sie besitzt gleichfalls flache, kreisrunde Blätter und vier nur wenig gebuchtete Längskanten.

Hoodia (Decabelone) spec. I.

Mit der Etiquette „*Hoodia* spec. I.“ erhielt ich am 20. März 1903 aus dem Berliner Botanischen Garten einen unbestimmten etwa ein Jahr alten Sämling, der seiner Tracht nach *Decabelone elegans* Dcne. sehr nahe steht. Jedes Blattpolster trägt, wie bei dieser Art, einen dreispitzigen Dorn. Nur war bei unserm Sämling der Mitteltheil des Dorns länger, als dies nach der Abbildung in den „Natürlichen Pflanzenfamilien“ bei *Decabelone elegans*[1]) der Fall ist. Jedenfalls dürfte die Pflanze aber zur Gattung *Decabelone* zu stellen sein.

Der Sämling war $7^1/_2$ cm lang und hatte in dem mittleren Theile einen Durchmesser von 18 mm erreicht. Er hatte ein entschieden cereusähnliches Aussehen. Die beiden Kotyledonen waren

1) Nat. Pflanzenfam., IV, 2, p. 276, Fig. 83, *C.*

bereits abgefallen, hatten aber deutliche Narben hinterlassen. Mit diesen gekreuzt standen zwei Blattpaare 1, 1′ und 2, 2′. Die zu diesen gehörigen Blattkissen traten noch relativ wenig aus der sich allmählich verdickenden Achse hervor. Es folgte nun ein viergliedriger Blattquirl 3, 3′, 3″, 3‴, dessen Glieder mit den für sie als Contactorgane in Betracht kommenden Blättern 1, 1′, 2, 2′ alternirten. Die einzelnen Blätter waren zwar nicht genau in gleicher Höhe inserirt, bildeten aber doch, im ganzen betrachtet, durchaus einen viergliedrigen Quirl. In regelmässiger Alternanz schlossen sich nun die viergliedrigen Quirle 4, 4′, 4″, 4‴ und 5, 5′, 5″, 5‴ sowie 6, 6′, 6″, 6‴ an. Der Stamm war an diesem Theile, der Blattstellung entsprechend, achtkantig. Bei dem letztgenannten Quirl waren die Abstände der einzelnen Glieder auffallend ungleich. Da auch der Stamm in dieser Höhe eine bedeutende Dickenzunahme zeigte, so wird es erklärlich, dass die Zahl der Quirlglieder hier eine Vermehrung erfahren konnte. In der grössten Lücke traten, statt eines, zwei Organe hervor, so dass der 7. Quirl nun fünf Glieder aufwies. Von dieser Stelle ab folgten nun durchweg fünfgliedrige Quirle in regelmässiger Kreuzung, während am Stamme zehn Rippen hervortraten. Im ganzen waren 21 fünfgliedrige Quirle voll ausgebildet; doch auch in der Endknospe war noch eine verhältnissmässig grosse Zahl angelegt. Fig. 23, Taf. IX zeigt einen etwas unterhalb des Scheitels geführten Querschnitt, an dem die Blattspuren der Quirle 22 bis 26, sowie die Art der Kantenbildung zu sehen ist. In Fig. 24, Taf. IX ist die Scheitelansicht, gleichfalls im Querschnitt, gezeichnet. Aus dieser ergiebt sich, dass die jüngsten Organe in regelmässiger Alternanz mit den Gliedern des vorangehenden Wirtels angelegt werden. Die jüngsten Blatthöcker füllen noch nicht überall die ihnen zu Gebote stehenden Lücken aus (z. B. Blatt 32_4), an anderer Stelle stehen sie aber bereits mit den nächst älteren Nachbarorganen in Contact (z. B. Blatt 32_2 mit 30_2, 31_1 und 31_2). Die Scheitelansicht bietet im allgemeinen das bei Wirtelstellungen auch sonst zu beobachtende Bild dar. Die Kantenbildung macht sich erst bei den Quirlen 27, 26 u. s. w. bemerkbar. Sie kann somit in unserem Falle keinen Einfluss auf die Anlage und Stellung der Blätter ausüben.

Die Kanten treten an dem Stamme als continuirliche Längsrippen hervor. Sie erscheinen deutlich gebuchtet und tragen auf den Vorwölbungen einen, wie schon gesagt, dreispitzigen Dorn, der als metamorphosirtes Blatt aufzufassen ist. In Fig. 24 ist an den

meisten Gliedern von Quirl 28 sowie an den Blättern 27_4 und 27_5 eine zu dieser Gestalt hinführende Querschnittsform bereits deutlich bemerkbar. Die andern Glieder des Quirls 27 sowie die des Quirl 26 sind unterhalb dieser Region getroffen und zeigen daher eine rundliche, dem Blattkissen entsprechende Querschnittsform.

Hoodia spec. II.

Unter dieser Bezeichnung wird im Berliner Garten eine andere unbestimmte Art kultivirt, von der ich im April 1903 einen, gleichfalls ein Jahr alten, Sämling untersuchte. Im allgemeinen zeigte er dieselbe Tracht wie die vorstehend besprochene Pflanze; doch trugen die Blattpolster einfache Dornen, sodass wir es also mit einer echten *Hoodia* zu thun haben. Die Zahl der Kanten war eine höhere, sie betrug im oberen Theile 16. Am Grunde des Sämlings waren weniger Kanten vorhanden. Ihre Zahl nahm in ähnlicher Weise zu, wie ich dies soeben für Spec. I beschrieben habe. Die Blattstellung war überall eine wirtelige, im oberen Theile waren die Dornen in alternirenden 8gliedrigen Quirlen angeordnet.

Da die Scheitel der andern daraufhin untersuchten Asclepiadeen betreffs der Anlage der jüngsten Organe keine Besonderheiten darboten, so hielt ich es für überflüssig, auch dieses Exemplar für eine Scheiteluntersuchung zu opfern.

IV. Allgemeine Bemerkungen über die Anschlussverhältnisse am Scheitel.

Unter den Cacteen und Euphorbien haben wir eine grössere Anzahl von Beispielen kennen gelernt, die den Einfluss erwiesen, den die Kantenbildung auf die Blattstellung auszuüben im Stande ist. Wir sahen, dass durch diese Art des localisirten Wachsthums der Scheitel in der Weise beeinflusst werden kann, dass er in der für Neubildungen in Betracht kommenden Zone entweder gleichfalls eine kantige Gestalt annimmt, oder doch wenigstens Orte localisirter Wachsthumssteigerung aufweist.

Ist eine thatsächlich kantige Umgrenzung des Scheitels vorhanden, so ist hiermit der Ort für die Anlage der jüngsten Organe ohne weiteres gegeben. Es liegen dann Verhältnisse vor, die denen ganz ähnlich sind, die Schwendener an den $^1/_3$-Stellung auf-

weisenden Monokotylen beobachtet hat[1]). Dass die jüngsten Blattanlagen dann an den **Kanten** — im Querschnittsbilde betrachtet also an den mehr oder weniger abgerundeten **Ecken** des den Scheitel umgrenzenden Polygons — hervorspriessen, erscheint uns einleuchtend, da diese Stellen den grössten Abstand vom Scheitelmittelpunkt besitzen und somit dieselbe Bedingung erfüllen, die im allgemeinen auch dem **Hofmeister**'schen Princip von der grössten Lücke zu Grunde liegt.

Aber auch in dem Falle, dass die Umgrenzung des Scheitels zur Zeit der Anlage des jüngsten Organes noch kreisförmig erscheint, liegen die Verhältnisse eigentlich ganz ebenso. In beiden Fällen wird durch die Kantenbildung nach oben ein stärkeres Wachsthum in der Richtung der Kante inducirt. Der Unterschied ist nur der, dass im ersten Falle diese Wachsthumsförderung schon vor Anlage des jüngsten Organes sich in der Umgrenzung des Scheitels zu erkennen giebt, während im zweiten Falle die Bildung des Organs mit dem Hervortreten der Kante zusammenfällt.

Die den kantigen Cacteen und Euphorbien zukommende Eigenart besteht also, um es noch einmal zu sagen, nur darin, dass bei ihnen von den obersten Blättern nicht, wie es sonst die Regel ist, eine die Organbildung am Scheitel beeinflussende Wachsthums**hemmung**, sondern eine entsprechende Wachsthums**förderung** ausgeht.

Es verdient wohl hervorgehoben zu werden, dass die kantige Umgrenzung des Scheitels als solche keineswegs etwas Besonderes, sondern im Gegentheil eine ausserordentlich häufig zu beobachtende Erscheinung ist. Nur hat dieselbe gewöhnlich eben die von den obersten Blättern ausgehende, kurz als „**Druck**“ bezeichnete Wachsthums**hemmung** zur Ursache. Durch diese wird z. B. die wiederholt betonte elliptische (also abgerundet zweikantige) Gestalt des Scheitels bei der zweizeiligen und decussirten Blattstellung, und entsprechend die drei-, vier- und mehrkantige Umgrenzung des Scheitels bei der Blattanordnung nach alternirenden drei-, vier- oder mehrgliederigen Quirlen bedingt. Aber auch bei spiraligen Stellungen ist eine polygonale Umgrenzung des Scheitels sehr gewöhnlich. Sind die neuangelegten Organe relativ gross, so ist bei

1) **Schwendener**, Zur Theorie der Blattstellungen (Sitzber. d. Acad. d. Wiss. zu Berlin, 1883, p. 749. — Ges Botan. Mitth. I, p. 115). — Zur Kenntniss der Blattstellungen in gewundenen Zeilen (Sitzber. d. Acad. d. Wiss. zu Berlin. 1894. p. 973. — Ges. Botan. Mitth. I, p. 174 u. f.).

Stellungen nach der Hauptreihe eine abgerundet dreieckige Umgrenzung des Scheitels die Regel. Während aber bei den alternirend dreigliedrigen Quirlen das entsprechende Dreieck im allgemeinen gleichseitig ist, hat es bei spiraliger Blattanordnung eine ungleichseitige Form. Die Anlage des jüngsten Organes findet alsdann stets an derjenigen Ecke statt, die vom Pole des Scheitels am weitesten entfernt ist[1]). Beispiele hierfür liefern besonders die Scheitel aus der vegetativen Region. Sie finden sich unter den Abbildungen aller Autoren, die überhaupt Scheitelaufnahmen veröffentlicht haben. Doch ist merkwürdiger Weise dieses Verhalten nicht in dem Maasse beachtet worden, wie es dies nach meiner Meinung verdient. Gerade in dem in den letzten Jahren besonders heftig geführten Kampf um das Vorhandensein oder Fehlen des Contactes in der Scheitelregion könnte die Beachtung dieses Umstandes wohl klärend wirken.

Ein sehr umfangreiches Beobachtungsmaterial ist bekanntlich in dieser Streitfrage von Hans Winkler[2]) beigebracht worden. Ich gedenke auch jetzt, nachdem zwar ein zweiter, aber immer noch nicht der versprochene Schlusstheil der Winkler'schen Abhandlung erschienen ist, nicht auf die mich speciell betreffenden Angriffe im einzelnen einzugehen[3]), — vieles ist ja inzwischen auch bereits von Schwendener[4]) und Leisering[5]) ausführlich widerlegt worden —, sondern ich will hier nur diejenigen Winkler'schen Querschnittsfiguren, in denen die Umgrenzung des Scheitels gezeichnet ist, einer kurzen Besprechung unterziehen. Ich beginne mit Theil I der Abhandlung (Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXXVI, 1901).

In Fig. 1 (Taf. I) ist der Scheitel eines Rhizoms von *Nuphar luteum* dargestellt. Das angebliche Fehlen des Contactes bei

1) Vergl. A. Weisse, Neue Beiträge zur mechanischen Blattstellungslehre (Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXVI, 1894, p. 263).

2) Hans Winkler, Untersuchungen zur Theorie der Blattstellungen, I (Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXXVI, 1901, p. 1—79). — Untersuchungen z. Theorie d. Blattstellungen, II (ebenda, Bd. XXXVIII, 1903, p. 501—544).

3) Vergl. A. Weisse, Ueber die Blattstellung an einigen Triebspitzen-Gallen (Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXXVII, 1902, p. 609).

4) S. Schwendener, Zur Theorie der Blattstellungen (Sitzber. d. Acad. d. Wiss. zu Berlin, 1901, p. 556—569).

5) B. Leisering, Winkler's Einwände gegen die mechanische Theorie der Blattstellungen (Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXXVII, 1902, p. 421—476).

dieser Pflanze ist bereits vor Jahren von Raciborski[1]) behauptet, aber von Schwendener[2]) zurückgewiesen worden. Das Besondere des Scheitels der Nymphaeaceen besteht darin, dass die in der Knospe thatsächlich vorhandenen Zwischenräume zwischen den Blättern durch Haare ausgefüllt werden. Dass diese als „Contactorgane“ sehr wohl in Betracht kommen, zeigt in der Winkler'schen Figur deutlich die dreieckige Umgrenzung des Scheitels, die in ihrer Lage klar zum Ausdruck bringt, dass sie dem Scheitel durch den Druck der Blätter 7, 8 und 9 aufgedrängt ist. Der Ort für die Anlage von Blatt 10 entspricht durchaus der Gestalt des Scheitels. Völlig Analoges zeigen übrigens auch die Schwendener'schen Figuren des Scheitels dieser Pflanze (Ges. Botan. Mitth., I, Taf. X, Fig. 3), sowie die von *Nymphaea alba* (ebenda, Fig. 2).

Die Winkler'sche Fig. 6 (Taf. I), die einen Scheitel von *Linaria littoralis* wiedergiebt, weist gleichfalls eine dreieckige Umgrenzung des Scheitels auf. Dass diese durch den Druck der Organe 1, 2 und 3 hervorgerufen ist, scheint mir ganz sicher zu sein. Die Stellen für das Hervorspriessen der Blätter 4 und 5 sind durch die Lage des Dreiecks vorgezeichnet.

In Fig. 7 (Taf. I) ist für *Linaria repens* ein interessantes Uebergangsstadium von der decussirten zur Spiralstellung abgebildet. Die dreieckige Umgrenzung des Scheitels ergiebt sich auch hier leicht aus der Drückwirkung der nächst älteren Blätter.

Fig. 10 (Taf. I) stellt einen Scheitel von *Antirrhinum assurgens* dar. Auch hier tritt die durch den Druck der drei jüngsten Blätter erzeugte dreieckige Umgrenzung des Scheitels deutlich hervor.

Fig. 12 (Taf. II) zeigt deutlich die elliptische, Fig. 14 (Taf. II) die dreieckige Umgrenzung des Scheitels von *Canarina campanula*, die in jedem Falle durch die Stellung der jüngsten Blätter bedingt wird.

In der zu *Linaria purpurea* gehörigen Fig. 18 (Taf. II) steht die dreieckige Umgrenzung des Scheitels mit der Stellung der vorangehenden Blätter in voller Harmonie.

---

1) M. Raciborski, Die Morphologie der Nymphaeaceen und Cabombeen (Flora, 78, 1894, p. 244). — Beitr. z. Kenntniss d. Cabombeen u. Nymphaeaceen (Flora, 79, 1894, p. 92).

2) Schwendener, Die jüngsten Entwickelungsstadien seitlicher Organe und ihr Anschluss an bereits vorhandene (Sitzber. d. Acad. d. Wiss. zu Berlin, 1895, p. 645—663. — Ges. Botan. Mitth. I, p. 184—204).

Fig. 22 (Taf. III) zeigt im wesentlichen dasselbe für *Fuchsia conica*, Fig. 23 und 24 für *Crassula lycopodioides*.

Von den sich wieder auf *Linaria purpurea* beziehenden Fig. 27—33 (Taf. III) weisen die Fig. 27 und 32 eine viereckige, die Fig. 28, 30 und 33 eine fünfeckige und die Fig. 29 und 31 eine sechseckige Umgrenzung des Scheitels auf, die in jedem Falle offenbar durch den Druck der angrenzenden Organe, der Glieder des jüngsten Blattquirls, hervorgerufen worden ist.

Fig. 36 (Taf. IV) soll nach Winkler's Erklärung für eine Achselknospe von *Antirrhinum majus* den Uebergang von der wirteligen zur decussirten Stellung veranschaulichen und „ein besonders prägnanter Fall" sein, durch den bewiesen wird, dass „Raumverhältnisse hier nicht das Entscheidende sein" können[1]). Zunächst möchte ich bemerken, dass von einer eigentlichen Wirtelstellung bei dieser Figur überhaupt nicht die Rede sein kann. Auf die beiden Vorblätter folgen drei Organe, von denen das eine viel grösser als die beiden anderen ist. Von diesen zu behaupten, dass sie einen „ziemlich regelmässigen dreizähligen Quirl" bilden[2]), erscheint mir etwas gewagt. Die dann folgenden drei Blätter dürften, nach ihren Grössen- und Deckungsverhältnissen zu urtheilen, nach einer unregelmässigen rechtsläufigen Spirale angeordnet sein, deren letztes Blatt in der Figur nach unten fällt. Von einer Wirtelstellung kann ich bei ihnen absolut nichts entdecken. Dass nach diesen Blättern der Stamm eine elliptische Umgrenzung zeigt und links und rechts junge Anlagen hervorbringt, dürfte wohl dadurch bedingt sein, dass von den eben genannten drei Blättern das in der Figur rechts-oben gezeichnete Blatt an der allein maassgebenden, etwas tiefer liegenden Basis noch mehr mit seinem rechten Rande unter das Nachbarblatt reichte, als es auf dem gezeichneten Querschnitt schon der Fall ist, und so eine Neuanlage auf dieser Seite verhinderte. Doch ist dies selbstverständlich nur eine Vermuthung, die sich nur an dem Object selbst beweisen liesse. Jedenfalls ist diese sehr unregelmässige Stellung aber nicht geeignet, als schlagendes Beispiel dafür verwandt zu werden, dass „Raumverhältnisse hier nicht das Entscheidende sein können".

Aus Theil II der Winkler'schen Abhandlung (Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXXVIII, 1903) kommen für unsere Frage die folgenden Figuren in Betracht:

---

1) Winkler in den Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXXVI, p. 58.

2) Winkler, l c., p. 59.

Die Fig. 3 und 4 (Taf. VIII) zeigen deutlich die viereckige Umgrenzung des Scheitels von *Linaria purpurea* bei Stellung nach viergliedrigen Quirlen. Dass dieselbe durch den Druck der Blätter II bedingt ist, kann für mich keinem Zweifel unterliegen. Winkler bemerkt im Text seiner Abhandlung[1]), dass in seiner Fig. 4, in welcher „der obere Theil der Blattbasen des jüngsten Quirls getroffen“ ist, sich von ihm aus „schräg nach oben ansteigend die Scheitelkuppe erhebt“, und sagt kurz zuvor für die ganze dargestellte Querschnittsserie: „Wie man sieht, berühren sich die jungen Organe nirgends miteinander oder mit dem Scheitel selbst, dieser erhebt sich als flache freistehende Kuppe“. Nun, dass man die Berührung nicht sieht, liegt einfach daran, dass Winkler in Fig. 4 eben den „oberen Theil der Blattbasen“ getroffen hat. Hätte er den allein maassgebenden unteren Theil der Blattbasen, d. h. die Insertionsstellen der Blätter, durchschnitten, so würde er die Berührung schon gesehen haben. Er hätte dann ein ganz analoges Bild für die Berührung zwischen den Blättern II und dem Scheitel erhalten, wie es seine Fig. 9 für die Berührung zwischen den Blättern I und dem Stamm thatsächlich giebt. Es ist also auch hier einfach die viereckige Umgrenzung des Scheitels durch die Stellung des vorangehenden Blattquirls bedingt.

Die Serienschnitte Fig. 11—15 (Taf. VIII) gehören zu einem dreigliedrigen Quirl von *Linaria purpurea*. Der zugehörige Text[2]) zeigt deutlich, dass Winkler die kritische Region, in der Contact nothwendig ist, an einer ganz falschen Stelle sucht. Nach seiner Auffassung ist Fig. 11 der maassgebende Schnitt. „Die untere Ebene des Schnittes dürfte . . . . gerade durch diejenige Region des Scheitels hindurchgehen, in der sich die ersten zur Anlage neuer Blätter führenden Vorgänge abspielen.“ Dies gebe ich gern zu. Winkler fährt dann fort: „Von einer mechanischen Beeinflussung dieser Vorgänge durch den nächstälteren Blattkreis wird man aber nicht reden können, da, wie aus der Figur deutlich hervorgeht, die Blätter I, I, I nirgends den Scheitel berühren. Auch auf den beiden nächsten nach unten zu unmittelbar sich anschliessenden Schnitten ist das noch nicht der Fall (Fig. 12 und 13, Taf. VIII). Erst in Fig. 14, auf dem vierten Schnitte, also 30 bis 40 μ unter der Kuppe des Vegetationspunktes, tritt enger Contact

1) Hans Winkler, Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXXVIII, p. 514.

2) Ders., l. c., p. 515—516.

ein. Der nächsttiefere Schnitt (Fig. 15) enthält schon die Ansatzstellen der Blätter II. Man wird nun nicht annehmen können, dass die Basen junger Blätter, die sich kaum über den Scheitel hervorwölben, bis etwa 30 μ unter die Scheitelkuppe herabreichen. Die Beobachtung wenigstens ergiebt keinerlei Anhaltspunkte für die Nothwendigkeit und Berechtigung einer solchen Annahme. Auch hier wieder sind natürlich die zwischen den einzelnen Organen liegenden Räume nur klein, aber auch hier wieder zeigt sich deutlich, dass kein Contact besteht." Winkler hat ganz recht; in seiner Fig. 11 besteht kein Contact. Aber darauf kommt es auch garnicht an. Dagegen sagt er von seiner Fig. 14 selbst, dass hier „enger Contact" vorhanden sei. Das genügt vollständig. Hier ist der Ort, wo der Contact der Blätter I dem Scheitel seine dreikantige Form aufprägt. Sobald diese Form hergestellt ist, sind aber die Orte für die Neuanlagen, wenigstens in Bezug auf ihre Lage im Querschnitt, vollkommen bestimmt. Die neuen Organe müssen eben auf den Kanten hervorspriessen. Es konnte also in dem vorliegenden Falle nur ein alternirender dreizähliger Quirl folgen. Die verticale Entfernung des Centrums der Neuanlagen von dem vorangehenden Blattquirl ist selbstverständlich von inneren Ursachen abhängig. Sie ist eben der Radius des Entwickelungsfeldes, durch den die relative Grösse des zu bildenden Organs bestimmt wird, also eine von den Anhängern der Anschlusstheorie von jeher als gegeben angesehene Grösse. Sie würde hier nach Winkler's Messung 30—40 μ betragen. Leider giebt Winkler nicht die Vergrösserung seiner Figurenserie an. Es wäre sonst interessant gewesen, festzustellen, welcher Grösse in der Querschnittszeichnung diese Entfernung entspricht.

Wie dem Scheitel durch die vorangehenden Blätter die Form gewissermassen aufgeprägt wird, zeigt auch eine von Winkler an dieser Stelle citirte Figur von Leisering[1]). Man sieht deutlich, wie hier der Scheitel von den drei vorangehenden Blättern in seinem Wachsthum so beeinflusst wird, dass er eine dreieckige Umgrenzung erhält. Damit ist der Ort für die Neuanlagen aber gegeben.

Zu den Gegnern der mechanischen Blattstellungstheorie ist in neuerer Zeit noch der Engländer Arthur H. Church hinzu-

1) B. Leisering in d. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXXVII, 1902, Taf. VIII, Fig. 31.

gekommen. Da seine Schriften bisher fast unbeachtet geblieben sind, so scheint es mir zweckmässig zu sein, auf dieselben an dieser Stelle kurz hinzuweisen.

Gleichzeitig mit einer vorläufigen Mittheilung in den Annals of Botany[1]) erschien im September 1901 der erste Theil seiner Hauptarbeit[2]). Demselben folgte schon im Januar 1902 ein zweiter Theil[3]), während noch zwei weitere Hefte, wie mir Mr. Church brieflich mittheilte, erscheinen sollen. Ein kurzer Aufsatz von der Hand Church's ist schliesslich in „The New Phytologist" vom März 1902 enthalten[4]).

Als eigentlicher Kernpunkt der Church'schen Schriften ist die Lehre zu bezeichnen, dass die Anlage der Neubildungen am Scheitel auf logarithmischen Spiralen stattfindet. Von diesem Gesichtspunkte ausgehend, glaubt Church die ganze Blattstellungslehre von Grund auf reformiren zu sollen. Den mechanischen Momenten im Sinne Schwendener's misst er bei der Blattstellung nur ganz untergeordnete Bedeutung bei. Für die Anlage der Organe am Scheitel kommen sie nach seiner Ansicht überhaupt nicht in Betracht.

Indem ich bezüglich weiterer Einzelheiten auf meine Referate in Just's Jahresbericht verweise[5]), will ich nur kurz bemerken, dass die Church'sche Angabe, dass die auf Querschnitten sich zeigenden Parastichen bei regelmässigen Stellungen oft sehr angenähert logarithmische Spiralen sind, durchaus richtig ist. Sollen sich die Organe nach allen Seiten berühren und besitzen sie mathematisch „ähnliche" Querschnittsformen, so müssen, da ähnliche Figuren gleiche Winkel haben, die Contactlinien sich stets unter gleichen Winkeln schneiden. Dann aber folgt mit mathematischer Nothwendigkeit, dass diese Linien logarithmische Spiralen, also Curven mit der Polargleichung $r = a^{\vartheta}$ sind. Church bemerkt übrigens selbst, dass die wirklich zu beobachtenden Parastichen diesen Bedingungen nicht genau entsprechen; sie sind vielmehr im

1) Arthur H. Church, Note on phyllotaxis (Ann. of Botan., XV, 1901, p. 481—490).

2) Ders., On the relation of phyllotaxis to mechanical laws. Part I. Construction by orthogonal trajectories. Oxford, 1901, p. 1—78.

3) Ders., On the relation of phyllotaxis to mechanical laws. Part II. Asymmetry and symmetry. Oxford, 1902, p. 79—211.

4) Ders., Descriptive morphology. — Phyllotaxis (The New Phytologist, 1902, p. 49—55).

5) Just's Botan. Jahresber., XXIX, 1901, II. Abth., p. 242—245.

allgemeinen Curven, die den Uebergang von logarithmischen zu archimedischen Spiralen bilden. Dieses hat seinen Grund darin, dass die Organe nicht gleichmässig fortwachsen, sondern schliesslich eine endgültige Grösse annehmen. Ist diese erreicht, so werden die Organe, falls sie sich noch berühren, archimedische Spiralen als Contactlinien aufweisen müssen. Alle diese Schlüsse sind vollständig richtig, und wir erhalten so einen interessanten Aufschluss über die mathematische Natur der Curven, die auf den Querschnitten gedrängt stehender Organsysteme zu beobachten sind. Die botanische Seite der Blattstellungsfrage wird durch diese Erkenntniss aber nicht gefördert.

Alles, was in den Church'schen Schriften über die gewöhnlichen Beobachtungs-Thatsachen hinausgeht, verliert sich in völlig unbewiesene Speculationen. Da gerade am Scheitel die Parastichen sich bei regelmässigen Stellungen sehr angenähert durch logarithmische Spiralen darstellen lassen, so glaubt Church in ihnen den Ausdruck des den Scheitel beherrschenden Wachsthumsgesetzes und somit den „Schlüssel" zur wahren Blattstellungstheorie entdeckt zu haben. Doch nur ganz gewagte Analogieschlüsse sind es, die dieses „Wachsthumsgesetz" stützen. Einmal wird der Umstand, dass auch bei den mit einer dreiseitigen Scheitelzelle wachsenden Organen entsprechende Curven entstehen, zur Stütze der Theorie herangezogen, zum andern sind es Analogien aus der Physik (Strömungslinien und Linien gleichen Druckes eines Flüssigkeitswirbels, Kraftlinien und Linien gleichen Potentials eines elektrischen Conductors), welche Church heranzieht. Im übrigen kommt Church zu dem Schluss[1]) „that the whole subject thus becomes a question of the mechanical distribution of energy within the substance of the protoplasmatic mass of the plant-apex: that phyllotaxis phenomena are the result of inherent properties of protoplasm, the energy of life being in fact distributed according to the laws which govern the distribution of energy in any other form: and that the original orthogonal planes, the relicts of which survive in the contact parastichies of the system, represent the natural consequence of a mechanical system of energy-distribution directly comparable with that which produces the orthogonal intersection of cellwalls at the moment of their first formation."

So lange die Zahl der Parastichen, die Church als Linien der „Energie-Vertheilung" auffasst, dieselbe bleibt, entsprechen die auf

1) Church, Note on phyllotaxis (Ann. of Bot., XV, p. 488).

Grund dieses „Wachsthumsgesetzes" entworfenen Zeichnungen in der That ganz hübsch den darzustellenden Objecten. Findet aber eine Aenderung in der Zahl der Parastichen, z. B. eine Zunahme derselben, statt, so muss Church zur Aufstellung von Spaltungsgesetzen [1]) seine Zuflucht nehmen, die wiederum gänzlich unbewiesen sind. Doch auch die mit Hilfe dieser erhaltenen Constructionen stechen sehr wesentlich von der maschinenmässigen Regelmässigkeit ab, die man an den entsprechenden natürlichen Objecten findet, und die gerade die Schwendener'sche Theorie in so einfacher Weise mit dem durch das Kleinerwerden der Organe bedingten Vorrücken der Contactzeilen, in Verbindung mit dem gegenseitigen Druck, zu erklären im Stande ist.

Der botanische Werth der Church'schen Hauptschrift liegt nach meinem Dafürhalten in den vorzüglich ausgeführten, zahlreichen Abbildungen, soweit sie auf Beobachtungen beruhen. Seine theoretischen Erörterungen bewegen sich dagegen im wesentlichen in einem Gedankenkreise, wie er in Deutschland vor etwa zwei Menschenaltern gepflegt wurde. Die Church'sche Lehre ist nämlich einerseits eine Art Wiederbelebung der Schimper-Braun'schen Spiraltheorie [2]), andererseits zeigt sie Anklänge an die Theorie Naumann's [3]). Mit der Spiraltheorie hat sie die Auffassung gemeinsam, dass der spiraligen Anordnung der Blätter ein spiraliges Wachsthum des Scheitels zu Grunde liege. Nur fassten Schimper und Braun die Grundspirale als die eigentliche genetische Linie auf, während Church die Parastichen als solche anerkennt. Dass Braun in seinen Diagrammen die Grundspirale als archimedische Spirale zeichnete, hat wohl nur darin seinen Grund, dass diese Curve sich leicht construiren lässt. Da Braun die Organe nur als Punkte, nicht als Körper betrachtete, so sollte durch das Diagramm ohnehin nur die Divergenz veranschaulicht werden; keineswegs sollten diese schematischen Zeichnungen ein wirkliches Abbild von Querschnitten sein. Für den eigentlichen Grundgedanken ist es aber schliesslich ganz gleichgültig, ob man sich das Wachsthum längs archimedischer oder logarithmischer Spiralen fortschreitend denkt. Immer bleibt es derselbe naturphilosophische Zug, der

1) Church, On the relation etc., Part II, p. 116.

2) Alex. Braun, Vergleichende Untersuchung über die Ordnung der Schuppen der Tannenzapfen etc. (Nova Acta Acad. Caes. Leop.-Carol., XV, I, 1831).

3) Naumann, Ueber den Quincunx als Grundgesetz der Blattstellung vieler Pflanzen. Dresden und Leipzig, 1845.

diesen Vorstellungen zu Grunde liegt. Aehnlich war es auch bei Naumann. Nur erschienen hier weder die Grundspirale noch die Parastichen als genetische Linien, sondern die Orthostichen sollten es sein, längs denen das Wachsthum fortschreitet. Um Aenderungen der Blattstellung zu erklären, musste Naumann, ganz ähnlich wie Church, Gabelungen oder Einschaltungen von neuen genetischen Linien annehmen.

Allen diesen Theorien ist es gemeinsam, dass sie zunächst nur die regelmässigen Stellungen zu erklären vermögen, dagegen schwankende und wechselnde Stellungen, wenn überhaupt, nur durch Zuhilfenahme sehr künstlicher Hypothesen mit ihrer Theorie in Einklang zu bringen wissen. Hier zeigt sich gerade die Ueberlegenheit der mechanischen Blattstellungstheorie; sie passt für alle Fälle.

Zusammenfassung.

I. Die sich auf Cacteen beziehenden Untersuchungen ergaben, dass sowohl bei den cylindrische Stämme aufweisenden Formen, als auch bei den flachsprossbildenden Opuntien und den Mamillarien die Blattstellung nur von den am Scheitel herrschenden Contactverhältnissen abhängt. Die Anlage der neuen Organe vollzieht sich bei diesen Cacteen im allgemeinen in derselben Weise wie bei „normalen" Dikotylen.

Wesentlich anders liegen die Verhältnisse bei den kantenbildenden Cacteen. Hier fehlt, wenigstens bei den zwei- und dreikantigen, zum Theil aber auch bei den vierkantigen Formen, der seitliche Contact zwischen den jungen Organen entweder vollständig oder doch wenigstens in den entscheidenden Entwickelungsstadien. Berührung findet dann nur in der Richtung der Kanten statt. Die Blattstellung kann daher bei diesen Formen nicht aus den Contactverhältnissen allein erklärt werden.

Die von Schwendener für dreikantige Cacteen ausgesprochene Vermuthung, „dass im vorliegenden Falle die Rippenbildung einen bestimmenden Einfluss auf die Vorgänge am Scheitel ausübt", konnte als allgemein für die kantigen Formen gültig nachgewiesen werden.

Die bisher herrschende Ansicht, dass die Kantenbildung nur im Anschluss an ein Blatt und erst unterhalb der obersten Blattanlagen beginnt, ist in dieser Form nicht richtig. Die Kantenbildung findet allerdings nur im Anschluss an ein schon angelegtes

Blatt statt, aber diese vom Blatt ausgehende Wachsthumsförderung schreitet keineswegs nur basipetal, sondern auch acropetal fort. Es wird daher der Scheitel von den schon angelegten Organen in der Weise beeinflusst, dass in den auf gleicher Orthostiche liegenden Theilen ein intensiveres Wachsthum inducirt wird. Der Scheitel nimmt so entweder selbst eine kantige (bei zweiflügeligen Sprossen eine elliptische) Umgrenzung an, oder aber er zeigt wenigstens über den zuletzt angelegten Organen Stellen mit lebhafterem Wachsthum, an denen nun die Neubildungen hervorspriessen.

Die Kantenbildung als solche, sowie auch die Zahl der Kanten ist, wie Goebel und Vöchting nachgewiesen haben, in hohem Grade vom Licht abhängig. Andererseits wird die Zahl der Kanten aber auch von der Basis des Sprosses beeinflusst. Auch spielen Ernährungs- und Correlationsverhältnisse bei der Kantenbildung eine Rolle.

Mehrkantige Cacteen zeigen bisweilen schraubenlinig gewundene Kanten, welche alsdann stets mehr oder weniger in Höcker aufgelöst sind. In diesen Fällen ist die durch die Kantenbildung am Scheitel hervorgerufene Induction für die Stellung der Neuanlagen nicht allein maassgebend, sondern auch die Contactverhältnisse kommen bei derselben zur Wirksamkeit.

Unterbleibt an sonst kantigen Formen die Kantenbildung vollständig, wie dies künstlich durch Verfinsterung zu erzielen ist, aber auch im natürlichen Verlaufe der Entwickelung häufig am Grunde von Achseltrieben und Sämlingsachsen, sowie besonders in der Blüthenregion zu beobachten ist, so ändert sich im allgemeinen auch die Blattstellung, da sie dann nur von den Contactverhältnissen abhängig ist. Im Falle einer spiraligen Blattanordnung nähert sich die Divergenz alsdann dem Grenzwerth der betreffenden Reihe.

II. Bei den cactusähnlichen Euphorbien ist in allen Fällen zwischen den jungen Blattanlagen auch seitlicher Contact vorhanden.

Bei den Formen mit cylindrischen Stämmen, sowie bei *Euphorbia splendens,* bei der die Kantenbildung durch ein eigenthümliches Verschmelzen der Nebenblätter bedingt wird, sind für die Blattstellung allein die Contactverhältnisse maassgebend.

Dagegen tritt bei denjenigen Euphorbien, bei denen die Kantenbildung in derselben Weise wie bei den Cacteen stattfindet, wiederum eine durch diese bedingte Induction des Scheitels hervor.

Bei sehr ausgesprochener Kantenbildung wird die Blattstellung allein durch diesen Factor bestimmt. In weniger extremen Fällen kommen beide Factoren vereint zur Wirksamkeit, so dass eine Stellung mit gewundenen Kanten resultirt.

III. Die zur Familie der Asclepiadeen gehörenden Stammsucculenten bieten in Bezug auf die Blattanlage am Scheitel keine Besonderheiten dar. Die Blattstellung ergiebt sich bei ihnen nur aus den am Scheitel herrschenden Contactverhältnissen.

Auch die Kanten aufweisenden Formen machen hierin keine Ausnahme. Die Rippenbildung tritt bei ihnen immer erst in einiger Entfernung vom Scheitel auf und beeinflusst die Neubildungen in keiner Weise.

IV. Die bei den kantigen Cacteen und Euphorbien beobachtete Erscheinung, dass die Umgrenzung des Scheitels selbst mehr oder weniger deutlich kantig wird, und dann die jungen Blätter auf den Kanten hervorspriessen, ist nicht etwa auf diese Pflanzengruppen beschränkt; sie ist im Gegentheil eine sehr häufig zu beobachtende Erscheinung. Nur in Bezug auf das Zustandekommen dieser polygonalen Umgrenzung des Scheitels weichen die genannten Succulenten von den übrigen Pflanzen ab. Bei ihnen wird nämlich diese Gestalt durch eine von den obersten Blättern ausgehende Wachsthumsförderung bedingt, während sie im andern Falle die von den obersten Blättern ausgehende, kurz als „Druck“ zu bezeichnende, Wachsthumshemmung zur Ursache hat. Diese Erscheinung ist bisher fast unbeachtet geblieben. Die Berücksichtigung derselben dürfte im Streit um das Vorhandensein oder Fehlen des Contactes in der Scheitelregion wohl in vielen Fällen klärend wirken. So ist bei einer Anzahl der von Hans Winkler veröffentlichten Figuren, die zu Objecten gehören, bei denen der Contact fehlen soll, die durch den Druck der vorangehenden Blätter hervorgerufene polygonale Umgrenzung des Scheitels deutlich zu beobachten.

Zum Schluss wurden die phyllotactischen Arbeiten von Arthur H. Church einer kurzen Besprechung unterzogen.

Figuren-Erklärung.

Alle Figuren, mit Ausnahme von Fig. 12 und 15, sind in ihren Umrissen mit Hilfe der Camera lucida aufgenommen.

Tafel VIII.

Figur 1. Querschnitt durch die Endknospe eines Zweiges von *Peireskia aculeata.* Vergr. 30fach.

Figur 2. Querschnitt durch die Endknospe eines Sämlings von *Opuntia subulata.* Vergr. 32fach.

Figur 3. Desgl. von *Opuntia tuna.* Vergr. 32fach.

Figur 4. Desgl. von *Opuntia hyptiacantha.* Vergr. 32fach.

Figur 5. Desgl. von *Mamillaria centricirrha.* Vergr. 32fach.

Figur 6. Querschnitt durch die Endknospe eines zweiflügeligen Sprosses von *Rhipsalis cavernosa.* Vergr. 60fach.

Figur 7. Querschnitt durch die Endknospe eines dreikantigen Sprosses derselben Pflanze. Vergr. 40fach.

Figur 8. Längsschnitt durch die Spitze eines dreikantigen Sprosses derselben Pflanze. Vergr. 60fach.

Figur 9. Querschnitt durch die Endknospe eines dreikantigen Sprosses von *Phyllocactus Ackermannii* × *Cereus* spec. Von unten gesehen. Vergr. 60fach.

Figur 10. Dasselbe Object von oben gesehen.

Figur 11. Querschnitt durch die Endknospe eines vierkantigen Sprosses von *Cereus nycticalus (= C. pteranthus).* Vergr. 60fach.

Figur 12. Schematische Darstellung der Zellenanordnung an dem Scheitel eines vierkantigen Sprosses.

Tafel IX.

Figur 13. Querschnitt durch die Endknospe einer sechskantigen Sämlingsachse von *Cereus Coracare.* Vergr. 40fach.

Figur 14. Tiefer geführter Querschnitt durch dasselbe Object. Vergr. 12fach.

Figur 15. Skizze einer aufhörenden Kante von *Cereus* spec., Profilansicht.

Figur 16. Querschnitt durch die Endknospe eines Sprosses von *Euphorbia splendens.* $St_{1,r}$ rechtes, $St_{1,l}$ linkes Stipulargebilde zu Blatt 1 u. s. w. Vergr. 12fach.

Figur 17. Querschnitt durch die Endknospe eines dreikantigen Sprosses von *Euphorbia grandidens.* St_1 Stipulargebilde zu Blatt 1 u. s. w. Vergr. 32fach.

Figuren 18—20. Höherer, mittlerer und tieferer Querschnitt durch die Endknospe eines dreikantigen Sprosses von *Euphorbia antiquorum.* Vergr. 32fach.

Figur 21. Längsschnitt durch die Spitze eines dreikantigen Sprosses derselben Pflanze. Vergr. 16fach.

Figur 22. Querschnitt durch die Endknospe eines zweiflügeligen Sprosses von *Euphorbia alicornis.* Vergr. 32fach.

Figur 23. Dicht unter der Endknospe geführter Querschnitt durch einen Sämling von *Hoodia (Decabelone)* spec. Vergr. 12fach.

Figur 24. Querschnitt durch die Endknospe desselben Objectes. Vergr. 30fach.

Weitere Untersuchungen zur Physiologie der Ranken

nebst einigen
neuen Versuchen über die Reizleitung bei *Mimosa*.

Von

Hans Fitting.

Mit 21 Textfiguren.

Einleitung.

Die nachfolgende Arbeit enthält die Fortsetzung meiner Untersuchungen über die Physiologie der Ranken. Sie bildet keine geschlossene Einheit, sondern beschäftigt sich mit der Lösung verschiedener, nur in lockerem Zusammenhang zu einander stehender Probleme, die im verflossenen Sommer noch einmal meine Aufmerksamkeit auf die Ranken gelenkt haben. Der erste Abschnitt, der den grösseren Theil der Arbeit bildet, enthält meine Beobachtungen über eine bisher nicht beachtete, durch ihre Schnelligkeit sehr eigenartige Reizfortpflanzung an Ranken, die ich in meiner früheren Arbeit nur ganz flüchtig streifen konnte, und eine Reihe von Versuchen, das Wesen dieser Reizleitungsvorgänge näher aufzuhellen. In einem zweiten Abschnitt habe ich mich bemüht, die Mechanik derjenigen Rankenkrümmungen festzustellen, die in Folge von Temperaturschwankungen eintreten, in einem dritten schliesslich die Bedingungen zu präcisiren, die die bekannte schraubenförmige Zusammenziehung der Ranken herbeiführen, nachdem sie sich mit ihrer Spitze um eine Stütze gewickelt haben. An diesen Abschnitt schliesst sich ungezwungen ein vierter an, der die Discussion der in den früheren mitgetheilten Thatsachen enthält. Sein Umfang mag mit den Schwierigkeiten entschuldigt werden, die sich einem Einblick in die im ersten Abschnitt mitgetheilten Reizleitungsvorgänge entgegenstellen. Naturgemässer Weise lag es nahe, auch die anderen Fälle von schneller Reizfortpflanzung bei den Pflanzen zur Beurtheilung mit heranzuziehen. So ist der fünfte Abschnitt

entstanden, in dem ich über eine Reihe neuer Versuche an *Mimosa pudica* berichtet und die bisherigen Erklärungsversuche der Reizleitung bei dieser Pflanze einer kritischen Betrachtung unterzogen habe.

Leider ist es mir nicht möglich gewesen, meine Untersuchungen, namentlich über die Reizleitung bei den Ranken und bei *Mimosa*, so weit durchzuführen, wie es meine Fragestellungen wohl ermöglicht hätten. Das hat einmal darin seinen Grund, dass nur die allerwärmsten, schönsten Tage des Sommers zu den Versuchen benutzt werden konnten, sodann aber auch darin, dass sich allmählich mit dem grossen Verbrauch von Ranken ein empfindlicher Mangel an geeignetem Versuchsmaterial einstellte. Wenn ich mich gleichwohl entschliesse, meine Beobachtungen jetzt schon mitzutheilen, so geschieht es deshalb, weil sie im grossen und ganzen doch ein abgerundetes Bild des Wesentlichsten schon jetzt geben, und weil ich nicht weiss, ob ich im nächsten Sommer im Stande sein würde, die Lücken auszufüllen. Doch hoffe ich, in einem anderen, geeigneten Zusammenhang noch einmal auf die im ersten, vierten und fünften Abschnitt behandelten Probleme zurückkommen und meine Versuche vervollständigen zu können.

Gleich an dieser Stelle sei mir noch eine Vorbemerkung gestattet. Sie bezieht sich auf eine terminologische Aenderung, die ich gegen meine früheren Arbeiten im folgenden stets angewendet habe. Da es mir gelungen war zu zeigen, dass auch die Oberseiten der früher als „einseits empfindlich" gegen Contact bezeichneten Ranken gegen Contact höchst empfindlich sind, dass sich aber diese Empfindlichkeit bei den „einseits empfindlichen" Ranken auf der Ober- und der Unterseite verschieden äussert, indem nämlich bei Contactreizung der Unterseite eine Krümmung eintritt, bei Reizung der Oberseite aber nicht, an der vielmehr der Contact nur eine Hemmung jener Krümmung nach der Unterseite hin hervorruft, so hatte ich vorgeschlagen, von nun an zu unterscheiden: „1. allseits reagirende, 2. nicht allseits reagirende Ranken". Diese Ausdrücke sind weder sehr schön, noch sehr exact. Ich möchte deshalb jetzt diese Bezeichnung in eine exactere umändern und vorschlagen, die Ranken einfach zu nennen:

1. allseits haptotropisch (empfindlich),
2. nicht allseits haptotropisch (empfindlich).

In dem Ausdruck „haptotropisch empfindlich" ist ja naturgemässer Weise der Begriff der Krümmungsreaction schon ent-

halten. Der Ausdruck bedeutet: ein Organ ist in der Weise gegen Contact empfindlich, dass es eine gerichtete (tropistische) Krümmungsbewegung ausführt (vergl. für die Ranken 902, p. 623). Leider wird dieser Sinn in unserer Literatur oft nicht mehr mit den Ausdrücken: geotropisch-, heliotropisch- u. s. w. empfindlich verbunden.

Da man die Empfindlichkeiten in der physiologischen Terminologie durch combinirte Ausdrücke, nach der Art der Reaction wie auch nach der Art des Reizanlasses, zu bezeichnen pflegt, so müsste man eigentlich einen besonderen Terminus zur Kennzeichnung der oberseitigen Contactempfindlichkeit bilden. Man könnte etwa von Hemmungsempfindlichkeit sprechen, doch ist auch dieser Ausdruck nicht schön. Ich glaube aber, man kommt bis auf weiteres vollkommen aus, wenn man künftig sagt: Sämmtliche Ranken sind auf allen Seiten contactempfindlich, aber nicht alle Ranken sind allseits haptotropisch, vielmehr giebt es allseits und nicht allseits haptotropisch empfindliche Ranken. Im folgenden habe ich mich stets dieser Ausdrucksweise bedient.

Abschnitt I.

Eine neue, bisher nicht genügend erkannte Art von Empfindlichkeit und von Reizleitung bei den Ranken.

In meiner Arbeit über den Haptotropismus der Ranken (902, p. 562 ff.) waren von mir in aller Kürze die Ergebnisse von Beobachtungen mitgetheilt worden, die ich über das Auftreten von Krümmungen an verletzten Ranken gemacht hatte. Ueber diese Beobachtungen, zu denen im Sommer 1903 noch eine ganze Anzahl von neuen hinzugekommen sind, möchte ich im folgenden zunächst ausführlicher berichten, da sie mir immerhin von einigem Interesse zu sein scheinen.

Der Ausgangspunkt zu diesen Beobachtungen war der Wunsch, den Ursachen mancher Widersprüche näher nachzuforschen, die mir in den zahlreichen, in der Literatur zerstreuten Angaben über das Verhalten abgeschnittener Ranken in Wasser und in Salzlösungen entgegengetreten waren. Hatte nun auch Correns schon (896, p. 1 ff.) manche dieser Widersprüche durch ein eingehendes Studium derjenigen Rankenkrümmungen, die durch chemische Reize veranlasst werden, und durch die Entdeckung von Krümmungen, die

sich an den Ranken in Folge von Temperaturschwankungen einstellen, aufgehellt, so wurden damit doch noch manche Angaben in der Literatur nicht verständlich. Namentlich eine Angabe O. Müller's schien mir weiterer Untersuchung werth. O. Müller sagt nämlich für die Ranken von *Cyclanthera pedata* folgendes (887, p. 108): „Wurden die abgeschnittenen Ranken in Wasser gestellt, so blieben sie einige Zeit lang noch reizbar und begannen sich nach der Reizung auch noch zu strecken, ohne jedoch die Geradestreckung zu vollenden. Nach mehreren Stunden begannen sie sich von der Schnittfläche aus nach der Spitze hin zu einer vollkommenen, regelmässigen schraubigen Spirale aufzurollen, die, abgesehen von dem fehlenden Wendepunkte, derjenigen glich, welche sich bildet, wenn die Ranke eine Stütze umfasst hat" und ferner p. 114: „Abgeschnittene und mit der Schnittfläche in Wasser gestellte Ranken von *Sicyos angulatus, Lagenaria vulgaris, Coccinia cordifolia, Melotria scabra* rollten sich von unten auf zu einer schraubigen Spirale ein." Der Zufall fügte es, dass die erste Ranke, die ich zur Nachprüfung dieser Angabe abschnitt und mit der Schnittfläche in Wasser stellte, die einer *Passiflora (P. coerulea)* war. Sie verhielt sich durchaus anders, als zu erwarten war, indem sie schon eine sehr starke spiralige Einkrümmung an der Spitze ausgeführt hatte, als sie etwa eine Viertelstunde nach der Abtrennung vom Muttersspross wieder betrachtet wurde. Eine nähere Untersuchung, die nun sofort begonnen wurde, führte zur Aufdeckung einer bisher nicht genügend erkannten Art von Empfindlichkeit zunächst bei den Ranken der verschiedensten *Passiflora*-Arten, später auch bei denen anderer Kletterpflanzen. Da diese Empfindlichkeit bei den Passifloren ganz besonders klar und prägnant hervortritt, in Folge dessen bei ihnen auch leicht eingehender studirt werden kann, und da ausserdem die Passifloren-ranken sich in mancher Hinsicht anders als die Ranken der anderen Kletterpflanzen verhalten, so will ich die Verhältnisse bei den Passifloren und bei den anderen Rankenpflanzen getrennt schildern und mit den ersteren beginnen.

A. Passifloraceen.

Ich habe schon gesagt, dass bei der ersten Ranke von *Passiflora coerulea*, die zur Nachprüfung der Müller'schen [illegible] geschnitten wurde, der kurze Zeitraum von 15 Minuten

um eine bedeutende Einkrümmung an der Spitze herbeizuführen. Freilich musste mit der Möglichkeit gerechnet werden, dass während der Manipulationen an der Ranke ein leichter Contact eingetreten sein und den Anlass für die Spitzeneinrollung gegeben haben könnte. Es wurde also bei allen weiteren Versuchen ganz besondere Sorgfalt auf die Vermeidung jeglicher Berührung der haptotropisch empfindlichen Rankentheile verwendet. Ich schnitt die Ranken direct an ihrer Basis mit einem scharfen Rasirmesser vom Muttersposs ab, wobei ich sie so leise wie möglich mit zwei Fingern oberhalb der Schnittfläche anfasste, und setzte sie hierauf mit der Schnittfläche in ein mit Wasser angefülltes kleines Fläschchen, in dessen Hals sie mittelst eines Wattebäuschchens in aufrechter Richtung festgehalten wurden. Das Wasser zeigte die Temperatur des Gewächshauses, auch war zwischen dem Aufstellungsort der Fläschchen und der Stelle, wo sich die Ranke an der Pflanze befunden hatte, ein merkbarer Temperaturunterschied im Gewächshaus nicht nachweisbar. Ausserdem wurde durch die Aufstellung der Fläschchen noch ganz besonders dafür gesorgt, dass die Beleuchtungsverhältnisse (Besonnung resp. Beschattung) denen entsprachen, denen die Ranken zuvor ausgesetzt waren. Uebrigens würde ja nach den Angaben von Correns (896, p. 6 ff., p. 12 ff.) erst ein beträchtlicher Temperaturunterschied von 7 und mehr Graden eine Temperaturkrümmung hervorrufen. Selbstverständlich wurden während der ganzen Vorbereitungen jedes Versuches Erschütterungen der Ranken nach Möglichkeit vermieden und nur solche Exemplare ausgesucht, die, völlig gerade, längere Zeit nicht durch Contact gereizt worden waren. Auch habe ich mich durch besondere Versuche davon überzeugt, dass selbst oftmaliges, starkes Hin- und Herschütteln der Ranken, sowie die Berührung mit den Fingern oder mit dem Wattebäuschchen an den basalen, nicht haptotropisch empfindlichen Rankentheilen allein nicht im Stande ist, die unverletzten Ranken zu einer merkbaren Krümmung an der Spitze zu veranlassen, ebenso wenig eine Lageänderung des ganzen, rankentragenden Sprosses im Raum, obwohl die betreffenden Ranken sich später, nach dem Abschneiden, an der Spitze sehr lebhaft krümmten.

Die folgenden Angaben beziehen sich in erster Linie auf die Ranken von *Passiflora coerulea*, die aus manchen Gründen für diese Versuche besonders günstig sind. Fast sämmtliche kräftige Ranken von *P. coerulea* — und ebenso die anderer Arten, wie z. B. von *P. gracilis, elegans, lunata* u. a. —, die bei ziemlich hoher Gewächs-

haustemperatur (23—27° C.) an der Basis abgeschnitten wurden, zeigten nun in stets wiederkehrender Weise ein und dieselbe Erscheinung: $1^1/_2$—2 Minuten nach dem Abschneiden begannen sie sich von der Spitze her nach der Unterseite hin einzurollen und zwar so schnell, dass die Bewegung deutlich mit den Augen verfolgt werden konnte. Die Einrollung betrug in den schönsten Fällen etwa eine Windung, konnte aber auch oft geringer bleiben; wenig reactionstüchtige Ranken vollführten nur eine leichte Biegung der äussersten Spitzenregion. Gleich hier möchte ich darauf hinweisen, dass diese Reaction nur bei kräftigen, wohlentwickelten Ranken kräftiger Zweige sich einstellte, bei dünnen, schmächtigen Exemplaren dagegen meist ausblieb oder doch nur unvollkommen eintrat. Auch hinsichtlich des Reactionsbeginns machten sich individuelle Verschiedenheiten geltend. Meist vergingen, auch bei optimaler Temperatur, 2 Minuten, bis die ersten Spuren einer Einkrümmung sich nachweisen liessen; dagegen begann die Krümmung bei einer 15 cm langen Ranke von *P. coerulea* schon 1 Minute nach der Durchschneidung. Die Einrollung selbst war meist schon nach weiteren 1—2 Minuten völlig beendigt.

Die beifolgenden Figuren (Fig. 1 u. 2) geben zwei typische Beispiele der Krümmungsfiguren nach Beendigung der Bewegung, die

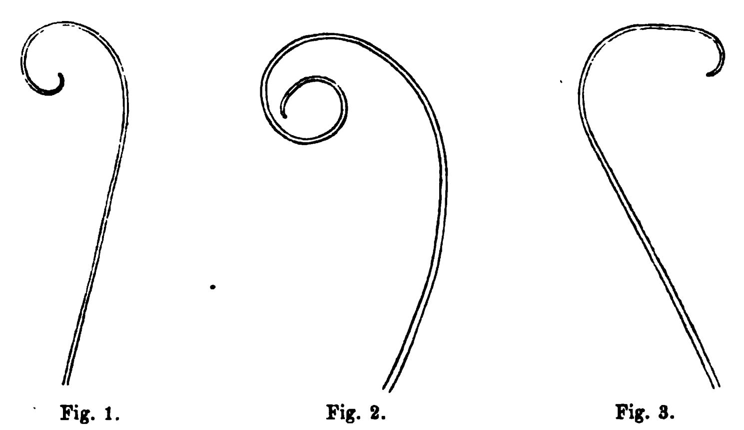


Fig. 1. Fig. 2. Fig. 3.

Abgeschnittene Ranken von *Passiflora coerulea*.

in Fig. 1 nach $1^1/_2$ Minute, in Fig. 2 nach 2 Minuten begonnen hatte und etwa in 2 Minuten abgelaufen war. Die Originale der Abbildungen sind in derselben Weise durch Lichtdruck auf lichtempfindlichem Papier hergestellt, wie ich es in meiner früheren Arbeit (902, p. 553) beschrieben habe.

Bei der Mehrzahl der Ranken erfolgte, wie gesagt, die Einrollung in der Art, dass die morphologische, auch gegen Contact haptotropisch besonders empfindliche Unterseite concav wurde, und dass die Krümmung die bekannte spiralige Form annahm mit kleinstem Krümmungsradius an der Spitze. Jedoch beobachtete ich auch oft Ranken, bei denen die Spitze gerade blieb und in grösserer oder geringerer Entfernung von ihr eine verschieden starke, knieförmige Krümmung nach der Unterseite hin eintrat, so, wie es Fig. 3 zeigt. Höchst selten wurde die ganze, gegen Contact reactionsfähige Zone der Ranken gekrümmt, fast stets blieb ein Theil von ihr gerade, oder fast gerade: bei den meisten Ranken der basalwärts gelegene, in anderen, nämlich denen, die sich knieförmig gekrümmt hatten, auch gelegentlich der Spitzentheil. Wieder bei anderen Ranken trat die Krümmung nicht genau nach der Unterseite hin ein, sondern mehr oder weniger schräg nach der Seite, so dass eine zwischen der Unterseite und der Flanke gelegene Zone concav wurde; bei ganz wenigen Ranken erfolgte sie schliesslich auch direct nach einer der Flanken hin. Doch war in allen diesen Fällen die Krümmung immer unregelmässig knieförmig. Niemals beobachtete ich eine Krümmung nach der Oberseite. Ganz wenige Ranken schliesslich ergaben überhaupt keine sichtbare Reaction. Aus alledem kann man sehen, dass auch bei dieser Art von Reactionskrümmungen die individuellen Verschiedenheiten recht gross sind.

Das Alter der Ranken scheint ohne Einfluss auf die Art und auf die Intensität des Krümmungsvorganges zu sein: Junge, noch lebhaft wachsende Ranken sind etwa ebenso reactionsfähig, wie fast ausgewachsene Exemplare, die noch schräg nach aufwärts gerichtet sind, und wie noch ältere Ranken, die sich an der Basis schon mehr oder weniger nach abwärts gebogen haben.

Von grosser Bedeutung für die Stärke dieser Krümmungen ist dagegen die Höhe der Temperatur, die in dem Kulturraum herrscht. Nach meinen Erfahrungen erfolgen sie um so auffälliger und schneller, je höher — innerhalb gewisser Grenzen natürlich — die Temperatur ist. Bei 12—15° C. bleiben sie entweder ganz aus oder treten doch nur sehr schwach auf. Die Mehrzahl meiner Versuche habe ich mit gutem Erfolg bei 23—30° C. angestellt, bei einer Temperatur, die für alle Versuche mit Ranken wünschenswerth ist.

Ganz ohne jede Bedeutung für den Reactionserfolg ist es übrigens, ob die Schnittfläche der abgeschnittenen Ranken in Wasser

gestellt wird oder nicht. Auch an denjenigen Ranken, die nicht in Wasser gesetzt werden, erfolgen sehr starke Krümmungen. Ganz besonders aber möchte ich hier hervorheben, dass diese und die im folgenden noch weiter zu beschreibenden Krümmungen auch dann eintreten, wenn man die Schnittwunde unter Wasser herbeiführt, sowie auch dann, wenn man die Ranken ganz und gar in Wasser bringt. Natürlicherweise muss dafür gesorgt werden, dass das Wasser die Temperatur der Luft besitzt. In solchem beobachtet man niemals eine Einkrümmung ohne Durchschneidung des Rankenkörpers. Die Spitzeneinrollung erfolgt aber auch dann in der sonst üblichen Weise, wenn man die Ranken unter Quecksilber abschneidet und die Schnittfläche dauernd in dasselbe getaucht lässt.

Auffallend ist bei allen diesen Krümmungen besonders die grosse Schnelligkeit, mit der sie eintreten. Sie übertrifft fast noch diejenige, mit der die Contactkrümmungen erfolgen; wenigstens ergaben besondere, darauf gerichtete Versuche, die bei ein- und derselben Temperatur angestellt wurden, zumeist einen etwas späteren Reactionsbeginn bei Hin- und Herreiben mit einem Stäbchen als bei Durchschneidung der Basis. Der Reactionsvorgang selbst schreitet in beiden Fällen annähernd gleich schnell fort.

Ist die Krümmung beendigt, so bleiben die abgeschnittenen Ranken einige Zeit unverändert, ebenso, wie die durch Contact gereizten, alsdann aber beginnt auch bei ihnen eine langsam fortschreitende Ausgleichung der Krümmung, die etwa in ähnlicher Weise erfolgt, wie ich es (902, p. 556 ff.) für die Contactreaction beschrieben habe.

Es erschien nun weiterhin zunächst die Frage von Interesse, ob an den abgeschnittenen Ranken nach dem Ausgleich der zuvor erfolgten Krümmung durch abermaliges Abschneiden eines basalen Rankentheiles wiederum eine neue Reaction ausgelöst würde. Sie liess sich bei fast allen Versuchsranken in bejahendem Sinne beantworten: Die neue Krümmung trat annähernd mit derselben Schnelligkeit und in derselben Stärke ein, wie die erste nach Abtrennung vom Muttersspross. Auch zeigten sich dabei wieder ähnliche individuelle Verschiedenheiten. Jedoch verlief die Reaction in jedem einzelnen Rankenexemplar nicht immer in genau eben derselben Weise, wie sie nach dem Abschneiden vom Muttersspross erfolgt war. Diese Aenderungen des Reactionsvorganges dürften kaum durch irgend welche äusseren Umstände bedingt worden sein, sondern allein den gerade obwaltenden Innenconstellationen zuzuschreiben

sein, denn die Ranken wurden während der ganzen Dauer der Versuche denselben Aussenbedingungen ausgesetzt und während der Entfernung des basalen Rankentheils mit den Wattebäuschchen angefasst, mit denen sie in den Flaschen befestigt waren; auch wurden Erschütterungen irgend welcher Art gänzlich vermieden. Auch diese zweite Krümmung ging nach einiger Zeit wieder zurück. Durch nochmalige Entfernung eines basalen Rankenstückes konnte dann vielfach eine dritte u. s. w. Krümmung eingeleitet werden. In besonders günstigen Temperaturen gelang es mir, an sehr reactionstüchtigen Ranken vier Mal hintereinander diese Krümmung hervorzurufen, bei einer ganz besonders kräftigen Ranke sogar fünf Mal.

Aber durch erneutes Abschneiden eines basalen Rankenstückes wird nicht nur nach dem Ausgleich einer entsprechenden, zuvor erfolgten Reaction eine neue Krümmung hervorgerufen, sondern es wird dadurch sehr bemerkenswerther Weise auch diejenige Krümmung verstärkt, die vorher in Folge der Abtrennung der Ranke vom Muttenspross eingetreten und abgelaufen war. Allerdings war diese Verstärkung meist nur gering und wurde durch ein nochmaliges Abschneiden eines Rankenstückes fast niemals noch weiter vergrössert. Erst wenn die Krümmung theilweise zurückgegangen war, wurde dann durch die neue Entfernung eines basalen Rankenstückes wieder eine Krümmungsbewegung ausgelöst.

Für die Hervorrufung einer neuen Krümmung war es nicht gleichgültig, in welcher Entfernung von der alten Schnittfläche der neue Schnitt ausgeführt wurde. Betrug diese Entfernung einen Centimeter oder mehr, so erhielt ich fast stets ein positives Ergebniss, doch genügten in vielen Fällen auch schon 4 mm, um eine neue Krümmungsbewegung einzuleiten.

Nach meinen bisherigen Mittheilungen kann es keinem Zweifel unterliegen, dass die Spitzeneinkrümmung eine Folge der Durchschneidung der Ranken an der Basis ist.

Eine ähnliche Krümmung wird nun auch hervorgerufen, wenn die Spitze der Ranken decapitirt wird, und zwar ist es für den Reactionserfolg völlig gleichgültig, ob ein kleinerer oder grösserer Spitzentheil entfernt wird. Voraussetzung ist dabei nur, dass ein Theil der reactionsfähigen Zone an dem Stumpf erhalten bleibt. An dieser Krümmung können bei den einzelnen Rankenexemplaren verschieden grosse Strecken theilnehmen, oft bis zu 10 cm Entfernung von der Schnittwunde. Ich hatte den Eindruck, als ob im allgemeinen bei Decapitation ein grösserer Theil der Ranken von der

Krümmung betroffen würde, als bei Abschneiden an der Basis. Regel ist jedoch bei dieser Reaction, dass eine an die Schnittfläche angrenzende Zone von 5—10 mm Länge nicht an ihr theilnimmt, und dass sie niemals über die haptotropisch reactionsfähigen Rankentheile hinaus basalwärts fortschreitet.

Uebrigens muss hier hervorgehoben werden, dass diese durch Spitzendecapitation an den Ranken veranlassten Krümmungen schon von Pfeffer und Mac Dougal beobachtet worden sind, freilich ohne dass von diesen Forschern ihr Wesen klar erkannt und ihre Anlässe näher präcisirt worden wären. Die Stelle bei Pfeffer (885, p. 509ff.) lautet: „Für die Unabhängigkeit der Reizfortpflanzung [sc. des Contactreizes?] von der Wasserbewegung können auch die Erfolge angeführt werden, welche beim Durchschneiden der Ranken mit einem scharfen Messer erzielt werden. Hierbei schiesst aus der Schnittfläche bei *Sicyos angulatus* und *Passiflora gracilis* ein Wassertropfen hervor, nicht aber bei *Cobaea scandens*, obgleich auch in der Ranke dieser Pflanze eine von der verletzten Stelle ausgehende Reizkrümmung eintritt. Ebenso erfolgt, trotz des Hervorschiessens des Wassertropfens, keine Reizung der Ranken von *Sicyos*, wenn die Verletzung an der unempfindlichen basalen Partie der Ranke geschieht. Wie die Ranken bei Einschnitten in die unempfindliche Flanke sich verhalten, habe ich nicht genugsam verfolgt, um entscheidend urtheilen zu können. Auch beschränke ich mich hier darauf, hinsichtlich dieser Experimente nur noch mitzutheilen, dass beim Durchschneiden der reizbaren Zone der Ranke das der Schnittfläche benachbarte Stück ungekrümmt bleibt, was übrigens als Folge der Verletzung recht wohl verständlich ist". Aus dem ganzen Zusammenhang, in dem sich diese Stelle befindet, nehme ich an, wenn ich Pfeffer recht verstehe, dass er diese Krümmungen als gleichwerthig mit den Contactkrümmungen betrachtet hat. Mac Dougal (896, p. 377) theilt mit, dass er bei *Passiflora incarnata* nach Decapitation der Rankenspitze in 1 cm Entfernung von der Schnittwunde eine Krümmung von 90° beobachtet habe. Dem Reizanlass ist er nicht weiter nachgegangen.

Es liegt nun kein Grund vor, die Rankenkrümmungen, die in Folge von Decapitation eintreten, auf einen „Contact" der Messerschneide mit der haptotropisch empfindlichen Rankenunterseite zurückzuführen. Dagegen spricht erstlich schon die grosse Entfernung, bis zu welcher sich die Krümmung von der Wunde aus fortpflanzt, während sich der Contactreiz bekanntlich nur $^{1}/_{2}$—1 cm nach beiden

Seiten von der Contactstelle ausbreitet, zweitens, dass eben gerade eine so lange, der Wunde benachbarte Strecke überhaupt ungekrümmt bleibt, drittens, dass die Krümmung auch dann sich einstellt, wenn man mit dem Messer nur in die haptotropisch nicht empfindliche Rankenoberseite einschneidet, weiter, dass bei völliger Durchschneidung der Ranke sowohl die Zellen der Unterseite, wie auch die der Oberseite in ein und denselben Contactreizzustand versetzt worden sein dürften, wodurch aber, wie ich (902, p. 558 ff., p. 622 ff.) gezeigt habe, eine Contactkrümmung nach der Unterseite entweder ganz oder fast ganz inhibirt wird, und schliesslich, dass eine ganz analoge Krümmung auch beim Abschneiden der Ranken an der Basis eintritt. Gleichgültig für den Reactionserfolg ist es übrigens, ob die Rankenspitze von der Oberseite oder von der Unterseite her mit dem Messer abgetrennt wird.

Die in Folge von Verwundungen eintretenden Rankenkrümmungen sind überhaupt in hohem Maasse von den Contactkrümmungen unabhängig. Die auffallende Erscheinung, dass die nach Abschneidung an der Basis auftretenden Krümmungen, wie beschrieben, so weitgehende Verschiedenheiten aufwiesen, legte den Gedanken nahe, ob diese Differenzen etwa durch vorausgegangene Contactkrümmungen erklärt werden könnten. Dafür fand ich aber durchaus keine Anhaltspunkte, wie aus folgenden Versuchen hervorgeht. Bei einer Anzahl Ranken wurde in einiger Entfernung von der Spitze durch localen Contact eine knieförmige Krümmung eingeleitet. Nachdem diese erfolgt war, wurden die Ranken abgeschnitten: Immer erfolgte die neue Reaction völlig unabhängig von jener ersten Krümmung, indem auch bei diesen Ranken entweder die Spitze sich regelmässig spiralig einrollte (vergl. Fig. 4), oder aber eine neue, von der Contactkrümmung unabhängige knieförmige Krümmung eintrat. Und Aehnliches gilt für solche Ranken, bei denen eine Contactkrümmung wieder zurückgegangen war.

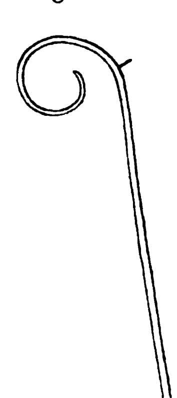


Fig. 4. Abgeschnittene Ranke von *Passiflora coerulea*, zuvor an der markirten Stelle unterseits durch Contact gereizt.

Die vom Muttersspross abgetrennten und eingerollten Ranken sind noch gegen Contactreiz empfindlich und führen Contactreactionen sowohl in den gekrümmten, wie auch in den gerade gebliebenen Partien aus. Dagegen werden die Verwundungskrümmungen gerade

so durch Contactreize, die auf die Rankenoberseite ausgeübt werden, beeinflusst, wie es auch bei den Contactreactionen der Fall ist. Darüber habe ich ganz kurz schon an anderer Stelle (902, p. 562 ff.) berichtet. Reibt man mit einem Holzstäbchen mehrfach über die Oberseite der Ranken und führt dann den Schnitt aus, so wird die Reaction an den oberseits gereizten Partien dauernd entweder ganz oder doch wenigstens bedeutend gehemmt. Der Einfluss des Contactes macht sich nach meinen Beobachtungen in weniger hohen Temperaturen (15—20° C.) stärker geltend, als in höheren (23—28° C.). Im ersteren Falle wird schon durch ein dreimaliges Hin- und Herreiben mit dem Stäbchen die Reaction sehr bedeutend beeinflusst, während in höherer Temperatur selbst oftmaliges Hin- und Herreiben oft nur eine geringere Hemmung herbeiführt. Früher (902, p. 563) habe ich auch schon auf die interessante Thatsache hingewiesen, dass der oberseitige Contact zwar eine Verwundungsreaction zu hemmen vermag, dass er aber nicht im Stande ist, den von der Wunde ausgehenden Reizleitungsvorgang aufzuheben. Das kann man daraus ersehen, dass auch noch — von der Wunde aus gerechnet — jenseits der in Folge des oberseitigen Contactes gerade gebliebenen Rankenzone nochmals eine kräftige Krümmung eintritt. Für die Wirkungssphäre des Contactes auf der Oberseite gilt dasselbe, was ich früher für die Hemmung der Contactkrümmungen angegeben habe (vergl. 902, p. 560 ff.). —

Zahlreiche Versuche habe ich dann weiterhin zunächst zur Entscheidung der Frage angestellt, an welchen Orten eine Verwundung ausgeführt werden und welcher Art sie sein muss, um eine Krümmung der Ranken hervorzurufen. Nur dann tritt eine solche Reaction ein, wenn die Ranke selbst verwundet wird, wohingegen eine Durchschneidung der Sprosse unterhalb oder oberhalb des Ranken tragenden Knotens, oder an beiden Stellen, sowie das Abschneiden des zur Ranke gehörenden Blattes sich auch bei solchen Ranken als unzureichend herausstellt, die nachher, bei Verwundung des Rankenkörpers selbst, äusserst reactionstüchtig sind. Aber nicht jede beliebige Verwundung der Ranke löst eine Krümmung aus. Freilich ist eine völlige Durchschneidung der Ranke nicht dazu nöthig, weder an der Basis noch an der Spitze, denn auch schon geringere Wunden, z. B. Einschnitte bis etwa in die Mitte des Rankenkörpers, haben eine Krümmung zur Folge, gleichgültig auch, ob in der haptotropisch empfindlichen Zone der Schnitt auf der Oberseite,

den Flanken oder der Unterseite ausgeführt wird. Entfernt man aber an der Rankenbasis auf einer Seite über eine grössere Strecke, etwa 2—3 cm, die Epidermis und die darunterliegenden Rindenschichten, so tritt niemals eine Reaction ein. Am leichtesten gelingen diese Versuche, wenn man mit einem scharfen Messer vorsichtig die Zellschichten abschabt. Bei zahlreichen Ranken habe ich diese Operation vorgenommen, bei vielen sogar auf zwei gegenüberliegenden Rankenseiten, ohne in den nächsten zehn Minuten eine Krümmung wahrzunehmen. Um die der Epidermis beraubten Rankentheile habe ich stets nasses Filtrirpapier gewickelt, um ein Verwelken zu vermeiden. Wurde nun nach Ablauf von etwa 10 Minuten die Ranke unterhalb der Wundstelle durchschnitten, so erfolgte schon, wie gewöhnlich, nach etwa 2 Minuten eine kräftige Spitzeneinrollung. Nachträgliche mikroskopische Untersuchung der Ranken zeigte, dass an der Wundstelle stets die Epidermis und ein Theil der Zellen des unter ihr liegenden Collenchymhohlcylinders entfernt war, vielfach auch noch Zellen des grünen Rindenparenchyms bis nahe zum Centralcylinder. Aus diesen Versuchen kann man dreierlei entnehmen: erstlich, dass nicht jede beliebige Wunde an den Ranken eine Spitzeneinrollung herbeiführt, dass also nicht der Wundreiz schlechthin die Reaction auslöst, zweitens, dass die Verwundung der Epidermis und der Rinde wirkungslos ist, und höchstwahrscheinlich nur eine Verwundung des Centralcylinders eine Krümmung zur Folge hat, und drittens, dass der Reiz auch durch die 2—3 cm lange Wundstelle noch fortgeleitet wird. —

Ich will hier noch darauf hinweisen, dass bei der Decapitation der Rankenspitze, ebenso wie auch beim Abschneiden der Ranken an der Basis, aus den Wundflächen ein grosser Flüssigkeitstropfen herausschiesst. Ein solches Heraustreten von Flüssigkeit unterbleibt nun zwar nicht vollständig, wenn man sofort nach dem ersten Schnitt einen zweiten, weiter oben oder weiter unten, führt, es ist aber nach einmaliger Durchschneidung, meinen Beobachtungen zu Folge, die Menge der Flüssigkeit stets grösser als bei später angebrachten Schnittwunden. Solche Flüssigkeitstropfen schiessen nicht nur aus den Rankenschnittwunden heraus, sondern auch aus abgeschnittenen, jungen Sprossstücken. An älteren Sprossen quillt dagegen nur sehr wenig Flüssigkeit hervor. Diese Flüssigkeit reagirt ebenso wie bei den Ranken ausgesprochen sauer, hat bitteren Geschmack und trocknet auf dem Objectträger zu einer klebrigen Masse ein. Sie gerinnt in der Hitze nicht, gibt keine Gerbstoffreaction und färbt sich mit

Eisenoxyd nicht braunroth. Weitere Reactionen habe ich nicht angestellt. An jungen Sprossstücken kann man sich mit der Lupe leicht davon überzeugen, dass diese Flüssigkeit nicht aus den Markzellen und nicht aus den äusseren Rindenschichten hervorquillt, an alten, stark verholzten, dass sie auch nicht aus dem ausgebildeten Holz hervorkommt. Man braucht dazu nur den ersten, grossen Flüssigkeitstropfen mit Fliesspapier aufzutupfen und unterhalb der Schnittwunde einen seitlichen Druck auf die Sprossstücke auszuüben. Eine Entscheidung darüber, ob die Flüssigkeit aus den noch unausgebildeten, lebenden Gefässen, oder aus den Siebröhren und den an sie angrenzenden Zellen herausfliesst, ist mir aber mit dieser Methode nicht mit Sicherheit gelungen. Doch glaube ich nach meinen Beobachtungen eher das zweite annehmen zu dürfen. Auch Schabwunden mit einem Messer haben mich nicht zum Ziele geführt. Bemerkenswerth ist übrigens, dass man an den Sprossstücken ein Hervorquellen von Flüssigkeit nach Abtupfen des ersten hervorschiessenden Tropfens durch seitlichen Druck auf den Spross aus recht grossen Entfernungen (10—15 cm von der Wunde), auch durch mehrere Internodien hindurch, bewirken kann. Aehnliches gilt für kräftige Ranken: Schneidet man sie an der Basis ab, so kann man bei zahlreichen Exemplaren durch Seitendruck, den man mit den Fingern auf die Spitzenpartie ausübt, ein wenig Flüssigkeit unten aus der zuvor mit Fliesspapier abgetrockneten Wunde hervorquellen sehen. Auch bei den Ranken kommt die Flüssigkeit allem Anschein nach aus den Gefässbündeln heraus. Denn wenn man die Epidermis, das Collenchym und die äusseren Rindenschichten durchschneidet, so bleibt der Tropfen aus. Es soll hier nicht die Frage erörtert werden, ob die Spitzeneinrollung mit dem Herausschiessen eines solchen Tropfens etwas zu thun hat. Thatsache ist aber jedenfalls, dass nur dann eine solche Reaction eintritt, wenn bei der Verwundung ein solcher Flüssigkeitstropfen erscheint.

Eine anatomische Untersuchung der Ranken und der Sprosse hat weiter keine Anhaltspunkte zur Entscheidung der Frage geliefert, in welchen Zellenzügen diese Flüssigkeit enthalten sein könnte. Es lag der Gedanke nahe, an Elemente zu denken, die den Milchsaft führenden bei anderen Gewächsen gleichen. Solche habe ich aber nicht finden können. Die Siebtheile der Gefässbündel werden nach aussen hin von Zügen sehr englumiger, langgestreckter Zellen begleitet, die aber nichts Besonderes bieten. Zwischen sie eingestreut sind Gruppen etwas weitlumigerer Zellen, die auf Längsschnitten

sich aber nicht von den anderen unterscheiden. Die jugendlichen, unausgebildeten Gefässe sind mit Querwänden und lebendem Inhalt versehen. In der Literatur (z. B. Masters 870, Harms 893) habe ich über Milchsaft-ähnliche Zellenzüge keine Angabe gefunden. Wünschenswerth wäre es, wenn die Frage einer eingehenden Untersuchung unterworfen würde, aus welchen Zellen die Flüssigkeit hervorschiesst, und welche Substanzen sich in der Flüssigkeit in Lösung befinden. Nach den Angaben von A. Fischer (886, p. 293 ff.) muss auch in Erwägung gezogen werden, ob diese Flüssigkeit nicht vielleicht aus den Siebröhren stammt. Fischer hat ja gezeigt, dass die Siebröhren sehr zahlreicher Gewächse ausser „einem zarten Wandbelege" mit „einer klaren, nicht gerinnenden, wässerigen Flüssigkeit" angefüllt sind.

Eine Spitzeneinkrümmung an den Ranken tritt auch vielfach dann ein, wenn man die Ranken nicht verwundet, sondern nur an der Basis sehr stark abbiegt, sodann immer, wenn man einen basalen Rankentheil durch heisses Wasser abtödtet. Ebenso erfolgt nach Abtödtung der Rankenspitze in heissem Wasser fast stets eine ausgesprochene Krümmung in dem Rankenstumpf, die sich durch nichts von der in Folge einer Spitzendecapitation eintretenden Krümmung unterscheidet.

Eine Krümmung an der Rankenspitze erfolgt aber nicht nur durch Abtödtung eines basalen Rankentheiles in heissem Wasser, sondern auch durch eine solche in Chloroformwasser. Für diese Versuche wendete ich eine ähnliche Methode an, wie sie Czapek (897, p. 141 ff.) zur Abtödtung und Narkotisirung localer Blattstielstrecken behufs Ermittelung der Leitungswege der organischen Baustoffe schon benutzt hat. Zwei Glasröhren, je etwa 10—15 cm lang und 8 mm weit, wurden mit möglichst glatten Schnittflächen versehen, und an diesen mit einer Feile je zwei kleine, diametral gegenüberliegende, halbkreisförmige Ausschnitte angebracht. Wurden die an Stativen befestigten Glasröhren nun mit den Schnittflächen aufeinander gepasst, so blieben zwei kleine kreisförmige Ausschnitte von etwa 1—2 mm Durchmesser. Diese Ausschnitte dienten zur Aufnahme der Ranke, von der sich also eine Strecke von etwa 8 mm innerhalb der Röhre befand. Die aufeinander gepassten Schnittflächen der Glasröhren wurden dann mit einem Mantel eines frisch bereiteten Gypsbreis, durch den auch gleichzeitig die Ranke luftdicht in die Röhre eingekittet wurde, oder mit Klebwachs umgeben. An den beiden freien Enden der schräg

oder senkrecht aufgestellten Glasröhren waren Gummischläuche angebracht, von denen der untere mit einem Quetschhahn zur Absperrung der Flüssigkeiten versehen, der obere aber mit einem kleinen Trichter verbunden war. Es bereitete keinerlei Schwierigkeiten, durch diesen Trichter die Glasröhren schnell mit heissem Wasser oder Chloroformwasser zu füllen. Sollte die Abtödtung mit Wasserdampf erfolgen, so wurde der Trichter und der Quetschhahn entfernt, und der obere Gummischlauch direct mit einem Kölbchen verbunden, in dem Wasser kochend gemacht wurde. Man kann bei Verwendung von Gypsbrei die Versuche beginnen, ehe der Brei völlig hart geworden ist, und, nach erfolgter Abtödtung der Rankenstrecke, auf diese Weise die Ranke sehr leicht von dem noch nicht völlig erhärteten Gypsmantel und den Glasröhren befreien. Doch ist es zweckmässiger, sie in dem Apparat zu lassen[1]). Um die Versuchsranken in die jeweils gewünschte Lage zu bringen, befestigte ich die Sprosse in Watte an einem mit einer Korkscheibe versehenen Holzstabe, der an ein Stativ angebracht wurde.

Schon früher habe ich darauf hingewiesen (902, p. 599), dass Ranken in Chloroformwasser leicht abgetödtet werden können. Da das Chloroform sehr schnell durch die Cuticula hindurchdringt, so genügen nach meinen Erfahrungen dazu schon 1—2 Minuten. So habe ich denn auch beobachtet, dass an einer grösseren Anzahl von Ranken, an denen ich in der oben beschriebenen Weise eine 8 mm lange, basalwärts gelegene Rankenzone mit Chloroformwasser abtödtete, bei günstiger Temperatur schon 4—5 Min. nach Beginn der Einwirkung des Chloroformwassers eine Spitzeneinrollung erfolgte. Die betreffende Rankenstrecke erwies sich als völlig abgestorben. Dass diese Spitzeneinrollung thatsächlich die Folge der Abtödtung im Chloroformwasser ist und nicht auf der Wirkung etwa vorhandener Chloroformdämpfe auf die Rankenspitze selbst beruht, ging aus Controlranken hervor, die während der Versuche neben die Versuchsranke gehalten wurden und keine Einkrümmung erfuhren. Ueberhaupt habe ich ebensowenig wie Correns (896, p. 16) durch Chloroformdämpfe eine Spitzeneinrollung herbeiführen können.

Von grosser Wichtigkeit war nun vor allem die Frage, ob auch durch abgetödtete Rankenzonen der „Reiz“ fortgeleitet werden

1) Sollte während langdauernder Versuche der Gipsmantel oder das Klebwachs undicht werden und dadurch Flüssigkeit an der Verbindungsstelle der Glasröhren abtropfen, so empfiehlt es sich, auch den oberen Gummischlauch mit einem Quetschhahn abzusperren, wodurch ein weiterer Ausfluss ganz verhindert wird.

könnte. Dahin gehende Versuche habe ich an vielen, kräftigen Ranken sowohl von *Passiflora coerulea*, wie auch von *P. gracilis* ausgeführt, wie ich gleich von vornherein erwähnen möchte, stets mit negativem Erfolge. Die Versuche wurden zumeist wieder mit der oben beschriebenen Methode ausgeführt. Um die abgetödtete Strecke am Vertrocknen zu verhindern, wurde die Glasröhre, in der die locale Abtödtung erfolgt war, mit gewöhnlichem Wasser gefüllt, bei Verwendung von Chloroformwasser erst nach mehrfacher sorgfältiger Durchspülung, und ausserdem der Gypsmantel und die angrenzenden Rankentheile von aussen mit nassem Filtrirpapier umwickelt. Diese Filtrirpapierlage verhinderte auch eine Vertrocknung kleiner, ausserhalb des Gypsmantels etwa noch abgestorbener Rankenstrecken und ein Umsinken der Ranke[1]). Bei den in dieser Weise behandelten Ranken ging nun eine zuvor in Folge der Abtödtung eingetretene Krümmung etwa im Verlaufe von einer Stunde allmählich wieder zurück, in gleicher Weise, wie es bei den abgeschnittenen Ranken auch der Fall war. Wurden darauf die Versuchsranken von dem Mutterspross unterhalb der abgetödteten Zone abgeschnitten, so trat niemals eine neue Spitzeneinrollung ein, wurden sie dagegen oberhalb der todten Strecke abgeschnitten, so erfolgte meist eine neue Einkrümmung. Diese Versuche sind also durchaus negativ ausgefallen, scheinen mir aber doch zusammen mit den übrigen, wie ich bei der Discussion der Thatsachen ausführen werde, genügend eindeutig zu sein, um den Schluss zu rechtfertigen, dass durch abgetödtete Rankenpartien eine Leitung des Reizes nicht mehr erfolgen kann.

Von Interesse sind nun weiter eine Reihe von Versuchen, die zeigen, dass der Einfluss der Rankendurchschneidung sich durch solche Zonen hindurch geltend macht, die längere Zeit auf 0—2° C. abgekühlt werden. Für diese Versuche verwendete ich dieselbe Methode, die ich für die Abtödtungsversuche beschrieben habe. Nur traten an Stelle der 8 mm weiten Glasröhren solche von 1,7—1,9 cm lichter Weite. Die Ranken wurden mit Klebwachs eingedichtet, und sodann die senkrecht aufgestellten Röhren mit möglichst dicht gepackten, zerstossenen Eisstückchen und Wasser angefüllt. Entsprechend dem Abschmelzen des Eises wurde immer wieder von oben Eis nachgefüllt und das Schmelzwasser aus der

1) Meinen Erfahrungen nach ist es nicht zweckmässig, für diese Versuche die Ranken wieder von dem Gypsmantel und aus den Glasröhren zu befreien.

unteren Röhre mit Hilfe eines Quetschhahnes abgelassen. Diese Versuche, zu denen selbstverständlich nur sehr kräftige, wohlausgebildete Ranken benutzt wurden, verliefen in folgender Weise: Nachdem die Ranken in die Röhren eingedichtet waren, wurden diese 1½—2 Stunden lang mit Eis so gefüllt gehalten, dass die in ihnen eingeschlossene Rankenstrecke allseits von schmelzenden Eisstückchen umgeben war. Darauf wurden die Ranken unterhalb der abgekühlten Zone durchschnitten. Schon nach 1½—2 Minuten erfolgte eine kräftige Spitzeneinrollung, die ganz normal, wie ohne Abkühlung, in 1—2 Minuten ablief. Bei der beschriebenen Versuchsanordnung dürften die Ranken, soweit sie in die Röhren eingeschlossen waren, mit Sicherheit bis auf 0—2° C. abgekühlt worden sein. Diese Versuche wurden dreimal mit gleichem Ergebniss wiederholt. Aus ihnen kann man also ersehen, dass die Reizleitung durch eine ca. 2 cm lange, 1—2 Stunden auf 0—2° C. abgekühlte Rankenstrecke erfolgt. Irgend eine Verlangsamung der Leitung ist nicht wahrnehmbar.

Ist eine Fortleitung des Reizes etwa auch durch narkotisirte Zonen möglich? Ich muss sagen, dass ich an die Versuche nach dieser Richtung von vornherein nur mit grossem Widerstreben herangetreten bin. Die Gründe liegen nahe: Erstlich nämlich haben wir durchaus kein Kriterium dafür, dass nach einer gewissen Zeit thatsächlich alle Zellen im ganzen Querschnitt in Narkose versetzt sind. Sehr wohl denkbar wäre es z. B., dass die am weitesten zu innerst gelegenen Zellen überhaupt garnicht leicht narkotisirt werden können; Untersuchungen darüber fehlen begreiflicher Weise. Dann aber ist es denkbar, dass gewisse Zellen schon sehr frühzeitig in der Narkose absterben, während andere am Leben bleiben; auch dadurch werden ganz unübersehbare Complicationen geschaffen. Ich bediente mich zu meinen Versuchen eines U-Rohrs mit ungleich langen Schenkeln und 2 cm lichter Weite. Auf den kürzeren Schenkel wurde ein entsprechend weites Glasrohr aufgesetzt. Die zu narkotisirende Rankenzone wurde zwischen dieses Glasrohr und den kürzeren Schenkel in der schon angegebenen Weise mit Klebwachs eingedichtet. Nun wurden die Röhren mit Chloroformwasserlösung bis zu einer bestimmten Höhe gefüllt und dann mit Gummistopfen gut abgeschlossen. Wenn man gesättigte Chloroformwasserlösung verwendet, so werden die Ranken durch die Dämpfe sehr schnell abgetödtet. Ich verdünnte deshalb eine solche Lösung im Verhältniss 1 : 2 oder 1 : 5 mit Wasser. Die Rankenzone

verblieb in manchen Versuchen bis zu 16 Stunden in den Glasröhren. Wurden dann die Ranken nach Beendigung der Versuche unterhalb der narkotisirten Zone durchschnitten, so trat die Spitzeneinrollung meist mit normaler Geschwindigkeit ein. Da aber, wie gesagt, jedwedes Kriterium dafür fehlt, dass wirklich die sämmtlichen Zellen in der den Chloroformdämpfen ausgesetzten Zone narkotisirt waren, so möchte ich auf diese Versuche nicht allzuviel Werth legen.

Weiter habe ich dann versucht, zu entscheiden, ob etwa eine Spitzeneinrollung auch dann schon eintritt, wenn eine basale Rankenzone nicht abgetödtet, sondern nur sehr stark plasmolysirt wird. Da die Cuticula der Ranken für Salzlösungen sehr schwer durchlässig ist (vergl. z. B. Fitting, 902, p. 597 ff.), so habe ich an einer localen Rankenzone von etwa 5 mm Länge nahe der Basis auf einer oder zwei Seiten die Epidermis mit einem Messerchen abgeschabt, wodurch, wie ich früher schon angegeben habe, eine Krümmung nicht eingeleitet wird, und dann die betreffende Rankenstrecke wieder in der angegebenen Weise in die Glasröhren eingefügt. Die Röhre wurde nun zunächst $^1/_2$ bis 2 Stunden mit Wasser gefüllt, um der Ranke Zeit zu lassen, während der Operation etwa eingetretenen Wasserverlust wieder zu ersetzen, und sodann das Wasser durch eine verschieden-procentige Lösung von Kalisalpeter ersetzt. Nach 8—10 Minuten dauernder Einwirkung der Salzlösung wurden die Röhren mehrere Male mit Leitungswasser gut durchspült und dann mit Leitungswasser gefüllt. Ich will hier aus den Protokollen einige meiner Versuche anführen. Die Temperatur betrug während derselben stets 25—30° C.

Versuch 1.

Passiflora coerulea. Ranke 15 cm lang. Eine Stunde nach der Operation und der Armirung in den Glasröhrchen mit Gyps wird das Wasser ersetzt durch concentrirte KNo_3. Nach 4 Minuten beginnt an der Ranke eine Krümmung, die halb nach der Seite, halb nach unten gerichtet ist, und an der sich, einen weiten Bogen bildend, auffallend weit basalwärts gelegene Zonen — etwa 6—7 cm von der Spitze entfernt — betheiligen. Nachdem die KNo_3-Lösung 10 Minuten eingewirkt hat, wird sie entfernt, alsdann werden die Glasröhren mit Wasser mehrfach gut ausgespült und schliesslich mit Wasser gefüllt. Nach etwa einer Stunde ist die Krümmung zurückgegangen. Nun wird die Ranke unterhalb der operirten Stelle abgeschnitten. Im Verlauf von 10 Minuten tritt keinerlei Krümmung ein! Dann wird die Ranke oberhalb der betreffenden Zone abgeschnitten. Schon nach 2 Minuten erfolgt die typische Spitzeneinrollung. Nähere Untersuchung der zuvor plasmolysirten Stelle ergiebt, dass die Zone schlaff, abgestorben ist.

Versuch 2.

Passiflora coerulea. Ranke 13 cm lang. Eine halbe Stunde nach der Operation und Armirung in den Glasröhrchen mit Gyps wird das Wasser ersetzt durch 15% Salpeterlösung. Nach 7 Minuten beginnt eine knieförmige Krümmung nach der Unterseite hin, etwa 5 cm von der Spitze entfernt. Nach 10 Minuten langer Einwirkung der KNo_3-Lösung werden die Glasröhrchen mehrfach mit Wasser gut ausgespült und schliesslich mit Wasser gefüllt. Nach etwa 1 Stunde ist die Krümmung zurückgegangen. Nun wird die Ranke unterhalb der operirten Stelle abgeschnitten Im Verlaufe von 10 Minuten tritt keinerlei Krümmung ein! Dann wird die Ranke oberhalb der zuvor plasmolysirten Zone abgeschnitten. Schon nach 3 Minuten erfolgt eine ziemlich starke, unregelmässige, knieförmige Einkrümmung, halb nach der Seite, halb nach unten: Die zuvor plasmolysirte Zone ist völlig turgescent und hat ein frisches Aussehen.

Versuch 3.

Passiflora gracilis. Ranke 15 cm lang. Eine halbe Stunde nach der Operation und Armirung in den Glasröhrchen mit Gyps wird das Wasser ersetzt durch 15% Salpeterlösung. Nach ca. 6 Minuten tritt eine Krümmung nach der Unterseite hin ein, von der Spitze her über einen grösseren Theil der haptotropisch empfindlichen Zone sich erstreckend. Die Krümmung bildet einen flachen Bogen. Nach 10 Minuten dauernder Einwirkung der KNo_3-Lösung werden die Glasröhrchen mit Wasser gut ausgespült und dann mit Wasser gefüllt. Nach 1/2 Stunde ist die Krümmung zurückgegangen. Nach nunmehriger Durchschneidung der Ranke unterhalb der operirten Stelle erfolgt in 10 Minuten keine Einkrümmung. Nun wird die Ranke oberhalb abgeschnitten: schon nach 3 Minuten beginnt eine lebhafte Spitzeneinrollung. Die zuvor plasmolysirte Stelle erwies sich als völlig turgescent, mit frischem Aussehen.

Versuch 4.

Passiflora coerulea. Ranke ca. 14 cm lang. Eine halbe Stunde nach der Operation und Armirung in den Glasröhrchen mit Klebwachs wird das Wasser ersetzt durch 15% Salpeterlösung. Nach ca. 7 Minuten tritt eine schwache Krümmung ein, halb nach abwärts, halb nach der Seite gerichtet, etwa 3—5 cm von der Spitze entfernt. Nach 10 Minuten dauernder Einwirkung der Salpeterlösung werden die Glasröhren gut ausgespült und dann mit Wasser gefüllt. Etwa nach einer Stunde ist die Krümmung zurückgegangen. Nach einer weiteren Stunde, also im ganzen 2 Stunden nach der Plasmolysirung, wird die Ranke unterhalb der betreffenden Zone abgeschnitten. Eine Reaction ist während der nächsten 15 Minuten nicht bemerkbar. Als nun die Ranke oberhalb der zuvor plasmolysirten Zone abgeschnitten wird, tritt schon nach 3 Minuten eine unregelmässige Einkrümmung, halb nach der Seite, halb nach unten gerichtet, nahe der Spitze ein. Die zuvor plasmolysirte Strecke erwies sich als völlig turgescent, von frischem Aussehen.

Versuch 5. Controllversuch.

Passiflora coerulea. Ranke 10 cm lang. Die Epidermis wird wie bei den vorigen Versuchen über 5 mm auf beiden Seiten abgeschabt und die Ranke dann mit Klebwachs

in die Glasröhrchen eingepasst. Die Röhrchen werden mit Wasser gefüllt. Nach 2 1/2 Stunden wird die Ranke unterhalb der operirten Stelle abgeschnitten. Schon 1 3/4 Minuten nach der Durchschneidung tritt eine lebhafte und kräftige Spitzeneinrollung ein.

Aus diesen und ähnlichen Versuchen ist folgendes zu ersehen: Auch Plasmolysirung einer localen Rankenzone, mit concentrirter oder 15% Salpeterlösung, ruft eine Rankenkrümmung hervor. Sie tritt schneller ein bei Anwendung von concentrirter als von weniger concentrirter Lösung, was wohl mit der Geschwindigkeit der erfolgenden Plasmolyse zusammenhängt. Die Krümmung ist im allgemeinen nicht so intensiv, wie sie sich nach Durchschneidung der Ranke oder Abtödtung einer localen Rankenstrecke einzustellen pflegt: dies ist möglicher Weise eine Folge davon, dass die Plasmolyse eine weniger starke Auslösung veranlasst, als die Durchschneidung. Von ganz besonderem Interesse ist aber die Thatsache, dass, nachdem die Plasmolyse in Wasser rückgängig gemacht ist, und die Krümmung sich wieder ausgeglichen hat, eine Durchschneidung der Ranke unterhalb der zuvor plasmolysirten und wieder turgescent gewordenen Zone keine neue Reaction auszulösen vermag, auch an solchen Ranken nicht, bei denen eine Durchschneidung oberhalb der zuvor plasmolysirten Stelle sofort die typische Spitzeneinrollung hervorruft. Um Einwendungen gegen die Eindeutigkeit meiner Versuche zu begegnen, wurden eine Reihe ähnlicher Controllversuche durchgeführt, wie sie in Versuch 5 beschrieben sind. Aus ihnen ist ersichtlich, dass eine Schädigung der ihrer Epidermis beraubten Rankenzone durch den Gyps des Gypsmantels, mit dem vielfach die Ranken umgeben wurden, nicht für das obige Resultat verantwortlich gemacht werden kann (vergl. z. B. auch Versuch 4!), und dass die Wunde, die durch die Entfernung der Epidermis hervorgerufen wird, und ein dadurch geschaffener Wundreiz, die Leitung des Reizes auch nach 2—3 Stunden nicht durch die verwundete Strecke hindurch verhindert. Die Ursache für den negativen Ausfall dürfte also bei den mitgetheilten Versuchen thatsächlich nur in der zuvor bewirkten Plasmolyse zu suchen sein. Auf die Bedeutung dieser Versuche werde ich bei der Discussion der Thatsachen zurückkommen.

Von grosser Wichtigkeit erschien im Anschluss an diese Versuche die Lösung der Frage: Was geschieht, wenn man langsam plasmolysirt? Zunächst möchte ich einen der angestellten Versuche beschreiben, um den Verlauf derselben hervortreten zu lassen.

Versuch 6.

Passiflora coerulea. Eine kräftige, noch nicht völlig ausgewachsene Ranke wurde in der bisherigen Weise zwischen die Glasröhren gebracht und mit einem Gypsmantel eingedichtet, nachdem an der entsprechenden Stelle die Epidermis abgeschabt worden war. Nachdem der Gypsmantel hart geworden war, wurden die Röhren mit Wasser gefüllt und die Ranke 2 Stunden sich selbst überlassen. Nun wurde das Wasser durch 5 % Kalisalpeterlösung ersetzt, dann nach 10 Minuten diese durch eine solche von 10 %, nach weiteren 5 Minuten durch eine solche von 15 %. Auch diese Lösung wurde 5 Minuten in den Röhren gelassen. Eine Krümmung der Ranke war nicht eingetreten, obwohl die Ranke an der betreffenden Stelle völlig plasmolysirt war: auch kleine Strecken ausserhalb des Gypsmantels waren völlig schlaff geworden. Sonst war die Ranke noch durchaus turgescent und führte nach Contactreizung in 2—3 Minuten eine starke Spitzeneinrollung aus. Nun wurden die Röhren mit fliessendem Wasser gut ausgespült und dann wieder mit Wasser gefüllt. Nach einiger Zeit wurde die Ausspülung nochmals wiederholt und die Röhren abermals mit Wasser gefüllt. Die Ranke blieb nun 3 Stunden sich selbst überlassen. Nun war die zuvor plasmolysirte Zone wieder völlig turgescent geworden, die Contactkrümmung war ganz zurückgegangen. Ich durchschnitt die Ranke 1 ½ cm unterhalb der plasmolysirten Stelle: eine Spitzeneinrollung trat in den nächsten 10 Minuten nicht ein. Alsdann durchschnitt ich die Ranke 2 cm oberhalb dieser Zone: schon nach 2 Minuten rollte sich die Spitze auf eine ganz beträchtliche Strecke hin kräftig ein!

Dieser Versuch wurde in ähnlicher Weise viermal wiederholt. Man kann aus ihm ersehen: 1., dass durch allmählich erfolgende Plasmolyse eine Spitzeneinrollung nicht erzielt wird, und 2., dass auch durch solche Rankenstrecken, die langsam plasmolysirt worden sind, nach Wiederherstellung des turgescenten Zustandes der durch die Durchschneidung des Rankenkörpers geschaffene Reiz nicht hindurchgeleitet werden kann.

Zu diesen Versuchen möchte ich noch bemerken, dass nur solche Ranken verwendet wurden, von denen es nach der Lage der Umstände als sicher anzunehmen war, dass sie eine kräftige Reaction ausführen würden. Kritischen Augen könnten diese Versuche vielleicht nicht ganz eindeutig erscheinen. Doch glaube ich, dem Einwand, den man gegen sie anführen könnte, ohne Schwierigkeit begegnen zu können. Es muss nämlich daran gedacht werden, dass die Ranken möglicher Weise durch die Einwirkung der 5 % Kalisalpeterlösung schon soweit plasmolysirt werden, dass die Wasserbewegung in den Spitzentheil aufgehoben wird. Dadurch könnten aber möglicher Weise diese Spitzentheile allmählich in einen Starrezustand versetzt werden, so, dass sie, wenn erst nach etwa 10 Minuten die 15 % Salpeterlösung einzuwirken beginnt, vielleicht einfach deshalb die Reaction nicht mehr ausführen, weil sie dazu nicht mehr im Stande sind. Das sind alles nur Möglich-

keiten, die aber nicht die geringste Wahrscheinlichkeit besitzen: denn erstlich transpiriren die Ranken überhaupt nur sehr wenig, zweitens dürfte unter diesen Umständen nach 10 Minuten noch kein so weitgehender Starrezustand eingetreten sein, dass eine Reaction dadurch schon ganz verhindert würde, drittens waren die Rankenspitzen noch durchaus turgescent, und viertens erfolgte bei einer geringen Contactreizung nach kurzer Zeit eine sehr kräftige Einrollung der Spitze. Ich habe also keinen Grund, meine Versuche nicht für durchaus eindeutig zu halten. Doch muss ich hier noch darauf hinweisen, dass nicht bei allen angestellten Versuchen die Rankenspitze sich einrollte, wenn ich die Ranke oberhalb der zuvor plasmolysirten Zone durchschnitt. Ich habe den Ursachen des Ausbleibens der Reaction nicht weiter nachgespürt.

Es bleibt nun vor allem noch die Mechanik der in Folge von Decapitation oder Abschneiden an der Basis eintretenden Rankenkrümmungen zu besprechen. Anfangs drängte sich zunächst der Gedanke auf, ob diese Krümmungen nicht vielleicht durch eine vorübergehende Welkungserscheinung veranlasst werden könnten. Die Thatsachen aber, die sich bei eingehender Untersuchung ergaben, waren einer solchen Auffassung nicht günstig; sie hat sich denn auch bei den Messungen nicht als stichhaltig erwiesen. Diese Messungen wurden nach derselben Methode, wie ich sie anderwärts (902, p. 567 ff.) eingehend beschrieben habe, mit dem Horizontalmikroskop ausgeführt. Ich gebe hier einige Beispiele[1]).

Tabelle 1. *Passiflora coerulea.*

Ranke ca. 13 cm lang, Marken auf Ober- und Unterseite 3 cm von der Rankenspitze entfernt. Temp. 25°. Bei * ein 1 cm langes Stück der Rankenspitze decapitirt.

	Stundenzahl	1^{30} *	0^{35}	0^{40}	1^{00}
Zuwachs in Theilstrichen.	Oberseite (103)	1	6	0	0
1 Theilstr. = 0,012 mm	Unterseite (110)	1	0	0	6,5

Ranke wieder annähernd gerade. Der Krümmungsradius betrug an der markirten Stelle ca. 6 mm.

Tabelle 2. *Passiflora coerulea.*

Ranke ca. 15 cm lang. Marken auf Ober- und Unterseite 3 mm von der Rankenspitze entfernt. Temp. 26°. Bei * wurde die Ranke an der Basis vom Mutterspross abgeschnitten und mittelst eines Wattebäuschchens in ein Gläschen mit Wasser eingeführt. Temp. 26—27°.

	Stundenzahl	1^{00} *	0^{45}	0^{30}	0^{30}
Zuwachs in Theilstrichen.	Oberseite (99,5)	0	4	0	0
1 Theilstr. = 0,012 mm	Unterseite (105)	0,5	0	1	3

Ranke wieder annähernd gerade. Der Krümmungsradius betrug an der markirten Stelle ca. 7 mm.

1) Die eingeklammerten Zahlen geben die Entfernung der Marken zu Beginn der Messungen in Theilstrichen an.

Aehnliche Versuche mit gleichen Erfolgen habe ich auch noch mit einer Anzahl Ranken von *Passiflora gracilis* durchgeführt.

Aus den mitgetheilten Tabellen ist ersichtlich, dass die Krümmungen nicht durch eine Verkürzung d. h. Erschlaffung, etwa in Folge von Welkung, zu Stande kommen, sondern durch eine bleibende Verlängerung, d. h. also durch Wachsthum, und dass sie auch durch Wachsthum wieder ausgeglichen werden. Für diese Krümmungen ist überhaupt hinsichtlich ihrer Mechanik ganz und gar diejenige Analyse gültig, die ich früher (902, p. 569 ff.) für die Contactkrümmungen gegeben habe. Es hätte keinen Zweck darauf hier nochmals näher einzugehen. Hervorgehoben sei nur, dass auch bei den in Folge von stärkeren Verwundungen auftretenden Rankenkrümmungen das Wachsthum der Mittelzone transitorisch beschleunigt wird, ebenso bei der Ausgleichung dieser Krümmungen, und dass diese beiden transitorischen Beschleunigungen durch einen Wachsthumsstillstand getrennt sind, d. h. also, dass die Wachsthumsbeschleunigung in der Mittelzone während des ganzen, aus Einkrümmung und Rückkrümmung bestehenden Krümmungsvorganges in ebenderselben Curve mit doppeltem Gipfel auftritt, wie ich sie für die Contactkrümmungen (902, p. 577 ff.) ermittelt habe[1]).

Diese Krümmungen sind also, wie aus Vorstehendem ersichtlich, echte Reizreactionen. Zu erledigen bleibt dabei wie bei den Contactkrümmungen immer noch die Frage, ob bei dem transitorisch beschleunigten Wachsthum etwa eine Erhöhung des Turgors mitbetheiligt ist. An eine Verlängerung in Folge einer Senkung des Turgors, wie es bei den Wurzeln bekanntlich der Fall ist, ist bei den Ranken nicht zu denken. Dies braucht wohl nicht weiter ausgeführt zu werden und geht auch schon aus der Verkürzung der Ranken bei der Plasmolyse hervor (vergl. Fitting 902, Tab. 30 auf p. 596). Ich habe nun eine ganze Reihe Ranken, sowohl von *Passiflora coerulea* wie auch von *P. gracilis*, die in Folge von Verwundungen Krümmungen ausgeführt hatten, in heissem Wasser und Chloroformwasser abgetödtet, ebenso, wie es früher bei den Contactkrümmungen geschah (vergl. 902, p. 598 ff.). Die Ergebnisse waren wesentlich dieselben: Während der Ab-

1) Ich habe in meiner früheren Arbeit (902, p. 578) von einer „Doppelcurve" des beschleunigten Wachsthums gesprochen. Correcter und richtiger ist aber die Bezeichnung: „Curve mit doppeltem Gipfel".

tödtung wurden die schon abgelaufenen oder noch ablaufenden Krümmungen etwas verstärkt, um dann auf das frühere Maass zurückzugehen oder etwas schwächer zu werden; eine solche Abschwächung der Krümmung trat namentlich häufig im Chloroformwasser ein. Aus diesen Versuchen mit *Passiflora*-Ranken lässt sich ein sicherer Beweis dafür, dass eine Erhöhung des Turgors an der Rankenbewegung nicht betheiligt sei, natürlich nicht ableiten. Die Ranken sind dermassen plastisch, dass auch eine allein durch eine einseitige Turgorerhöhung hervorgerufene Krümmung bei der Abtödtung der Zellen wohl zum Theil erhalten bleiben könnte. Gleichwohl dürften, worauf ich später bei der Discussion der Thatsachen noch einmal zurückkommen will, meine früheren Ausführungen (902, p. 599 ff.) auch für diese Art Krümmungen Gültigkeit besitzen und die Auffassung rechtfertigen, dass eine einseitige Wachsthumssteigerung, wie wir sie bei den Rankenkrümmungen beobachten, auch ohne Turgorerhöhung zu Stande kommen kann.

B. Cucurbitaceen.

Schon weiter oben habe ich darauf hingewiesen, dass sich die Ranken der Cucurbitaceen gegen Abschneiden an der Basis und gegen Decapitation in mancher Hinsicht anders verhalten wie die der Passifloren. Diese Abweichungen machen eine gesonderte Besprechung wünschenswerth.

Schon Pfeffer hatte für *Sicyos* (vergl. das Citat auf p. 433) bei Decapitation der Ranken „eine von der verletzten Stelle ausgehende Reizkrümmung" beobachtet, dagegen bei einer Verletzung der basalen, unempfindlichen Partie an derselben Pflanze keine Reizkrümmung hervorrufen können. Bei nahezu sämmtlichen Cucurbitaceenarten, die mir für die Untersuchung in die Hände kamen, kann ich über ähnliche Ergebnisse berichten.

Nach dem verschiedenen Verhalten der Cucurbitaceenranken einer Verwundung gegenüber möchte ich drei Gruppen unterscheiden, die aber durch Uebergänge miteinander verbunden sind. Zur ersten Gruppe gehört die Mehrzahl der Species, die ich untersuchen konnte, so z. B. *Sicyos angulatus*, *Pilogyne suavis*, *Cyclanthera pedata*, *C. explodens*, *Bryonia dioica*, *Cucurbita Pepo*, *Cucumis* sp., *Echinocystis lobata*, *Luffa cylindrica* und *Secchium edule*; zur zweiten *Thladianthe dubia* und *Momordica Charantia*;

zur dritten Gruppe schliesslich *Actinostemma paniculatum*, dessen Ranken ich am Schlusse besonders behandeln will.

Ich beginne zunächst mit den Reactionen, die bei Decapitation eintreten. Schneidet man bei den Ranken der ersten Gruppe, z. B. denen von *Sicyos* oder *Pilogyne*, die Spitze ab, so tritt an dem erhalten gebliebenen Stumpf, etwa $^1/_2$—1 cm von der Wundstelle entfernt, nach 1—3 Minuten eine mehr oder weniger starke, knieförmige Einkrümmung nach der haptotropisch vorzugsweise empfindlichen Rankenunterseite ein, die meist in 1—2 Minuten ihren maximalen Betrag erreicht. Diese Krümmung tritt im allgemeinen langsamer ein und läuft langsamer ab, als eine Contactkrümmung. Sie erstreckt sich nur auf eine ganz kurze, $^1/_2$—1 cm betragende Rankenzone, während der ganze übrige Theil der Ranken, so auch die an die Wundstelle angrenzenden Rankentheile, auf eine Strecke von etwa $^3/_4$—1 cm wie zuvor gerade bleiben. Sie überschreitet selten einen rechten Winkel (vergl. zwei typische Fälle in Fig. 5). An den Ranken von *Cucurbita Pepo* und *Cucumis* sp. ist sie in vielen Fällen kaum bemerkbar oder bleibt auch wohl ganz aus, ebenso verhält sich nach meinen Beobachtungen oft auch *Echinocystis lobata*. Ich glaube, die Reaction würde auch bei diesen Arten gleichmässiger erfolgen, wenn man die Versuche in einem gut gewärmten Glashause vornähme. Mir standen von diesen Species nur Freilandpflanzen zur Verfügung.

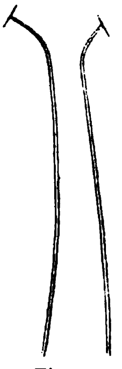


Fig. 5. Zwei Ranken von *Pilogyne suavis*, decapit.

Bei sämmtlichen Ranken, die zur ersten Gruppe gehören, tritt aus der Wundstelle meist ein grosser Tropfen einer schleimigen Flüssigkeit heraus, der, wie die entsprechenden, aus den Sprossquerschnitten herausdringenden Tropfen, alkalisch reagirt und der Hauptsache nach aus Eiweissstoffen bestehen dürfte, die den Siebtheilen entstammen. Wenigstens giebt der Schleim die entsprechenden Reactionen und coagulirt in der Hitze. Auch A. Fischer (884, p. 36) äussert sich in diesem Sinne: „Wenn man an einer intacten Kürbispflanze ein Blatt, eine Ranke oder einen Theil der Sprossaxe abschneidet, . . ., so quillt an der Schnittfläche eine wasserhelle Flüssigkeit, welche sich bald zu grösseren Tropfen ansammelt, ziemlich schnell hervor. Man kann sich mit Hilfe der Lupe leicht davon überzeugen, dass der Saft nur aus den Siebtheilen der Gefässbündel und nicht aus den Gefässen hervorkommt. Nach längerem Verweilen an der Luft hat sich die hervorgequollene Flüssigkeit,

welche den Siebröhren entstammt und dem noch nicht entleerten Inhalte derselben gleicht, in eine gallertige, elastische Masse verwandelt".

Bei den Ranken der zweiten Gruppe (*Thladianthe dubia*, *Momordica Charantia*) bleibt die Krümmung, die sich in Folge einer Spitzendecapitation einstellt, meist nicht auf eine kurze Strecke beschränkt, sondern breitet sich über einen grösseren Theil der am Stumpf erhalten gebliebenen, haptotropisch empfindlichen Zone aus (vergl. Fig. 6 u. 7), doch kommen gelegentlich auch scharf knieförmige Krümmungen einer kleinen Zone vor (Fig. 8). Besonders

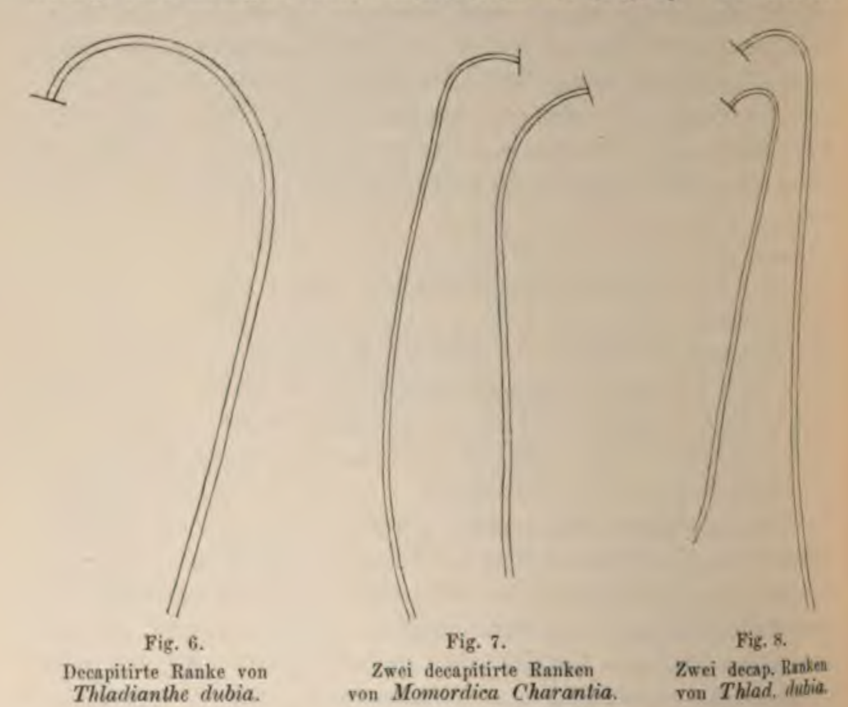


Fig. 6. Decapitirte Ranke von *Thladianthe dubia*.

Fig. 7. Zwei decapitirte Ranken von *Momordica Charantia*.

Fig. 8. Zwei decap. Ranken von *Thlad. dubia*.

bemerkenswerth ist es aber, dass bei diesen Ranken kein Flüssigkeitstropfen aus der Wunde austritt, ebensowenig aus den Sprossen. Namentlich bei den verhältnissmässig sehr dicken Ranken von *Thladianthe dubia* kann man sich davon mit Leichtigkeit überzeugen; die Schnittfläche wird bei ihnen nur eben feucht durch den Zellsaft der durchschnittenen Zellen. Ein Tropfen oder eine Ansammlung von Flüssigkeit ist auch dann nicht an der Wunde wahrzunehmen, wenn man die an die frische Schnittfläche angrenzenden Rankentheile seitlich zusammendrückt. Grössere

Intercellularen, in denen ein Flüssigkeitstropfen verschwinden könnte, besitzt übrigens die *Thladianthe*-Ranke nicht. Aehnliches gilt auch für *Momordica Charantia.*

Uebrigens muss hier noch ausdrücklich hervorgehoben werden, dass die in Folge einer Verwundung sich einstellende Krümmung auch dann erfolgt, wenn man die Schnittfläche sofort nach der Durchschneidung dauernd mit Wasser anfeuchtet oder direct in Wasser steckt, das gleiche Temperatur wie die Luft besitzt. Daraus ist zu entnehmen, dass die Reaction mit einer von der Wunde ausgehenden Welkungserscheinung nichts zu thun haben kann. Ueber-

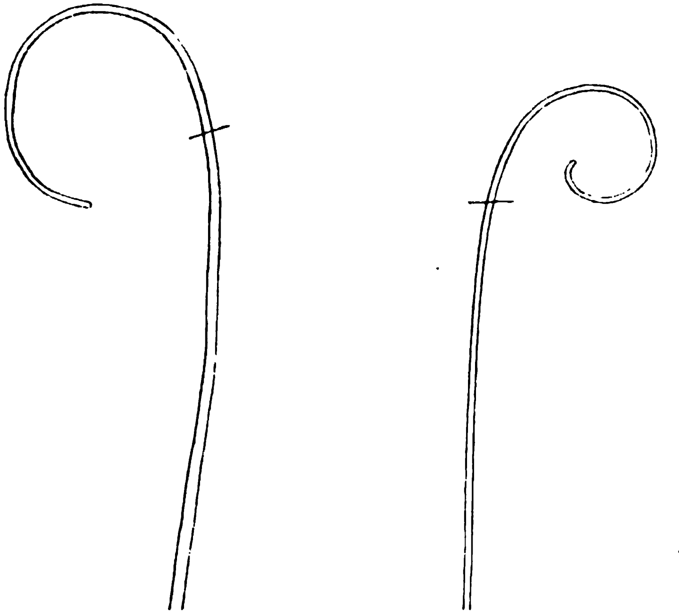


Fig. 9.
Ranke von *Thladianthe dubia* an der markirten Stelle durchschnitten.

Fig. 10.
Desgl. von *Momordica Charantia.*

haupt welken die Ranken nach meinen Beobachtungen nur sehr schwer. Ferner erfolgt die Krümmung auch dann, wenn man die Rankenspitze unter Wasser oder unter Quecksilber abschneidet.

Wie bei den Passifloren, so tritt auch bei allen Cucurbitaceen der ersten und zweiten Gruppe die Krümmung nur dann ein, wenn bei der Decapitation ein Stück der haptotropisch sich krümmenden Rankentheile erhalten bleibt.

An dem decapitirten Spitzenstück, das man beim Abschneiden etwa mit einer Pincette oder mit den Fingern an seiner äussersten

[illegible] Abschneiden [illegible] fallen [illegible] zu ersehen [illegible] sondern auch [illegible] Krümmung [illegible] sich bei der [illegible] Stumpf, nur über [illegible], so dass sie [illegible] Gruppe aber über [illegible] (Fig. [illegible] 11). Meist [illegible] Charantia oft [illegible]. Auch an [illegible] eines Flüssig-

Fig. [illegible]

[illegible]

Fig. 12.

[illegible] dubia, in die [illegible] Stelle von der Ober-[illegible] eine feine Nadel eingestochen worden war.

[illegible]tropfens aus der Wunde nicht beobachten! Die Ein-[illegible]krümmung beginnt meist an den ganzen abgeschnittenen Spitzen [illegible] gleichzeitig. Eine solche Einrollung tritt aber bei den Ranken der zweiten Gruppe nur dann ein, wenn die De[illegible]tation innerhalb der haptotropisch reagirenden Zone erfolgt. Durchschneidet man unterhalb dieser Zone, so bleibt die [illegible]tion, meinen zahlreichen Beobachtungen nach, immer völlig aus.

Bei dieser Sachlage kann es auch nicht Wunder nehmen, dass man in Folge von Einstichen mit einer Nadel in die haptotropisch [illegible] empfindliche Rankenoberseite eine Krümmung oberhalb wie [illegible] unterhalb der Wundstelle erhält (vergl. Fig. 12), während die [illegible] Wunde direct benachbarten Zonen meist gerade bleiben. Auch

diese Krümmung ist stets nach der Unterseite der Ranken hin gerichtet. Aus diesen Versuchen kann man zusammen mit den schon bei *Passiflora* früher angeführten (vergl. p. 433 ff.) Argumenten und aus der Aehnlichkeit, die die Wundreaction bei den Cucurbitaceen — namentlich bei Gruppe II — und den Passifloren im grossen und ganzen aufweist, den Schluss ziehen, dass diese Krümmungen, wie sie als Folge einer Decapitation bei den Cucurbitaceen auftreten, mit den Contactkrümmungen nichts zu thun haben, sondern dass sie Krümmungen sui generis sind, die in irgend welcher Beziehung zu der Verwundung stehen. —

Wie bei den Passifloren, so geht auch bei den Cucurbitaceen die als Folge einer Spitzendecapitation auftretende Krümmung nach einiger Zeit, etwa nach $^1/_2$—2 Stunden, wieder zurück. Dieser Ausgleich beginnt vielfach auffällig später als der Ausgleich einer gleichzeitig erfolgten Contactkrümmung. Es ist dies vielleicht eine Folge davon, dass sich der eigentliche Wundreiz, dem aller Voraussicht nach das Geradebleiben der an die Wundstelle angrenzenden Rankentheile zuzuschreiben sein dürfte, nach dem Ablauf der Reaction noch über die gekrümmte Zone ausgebreitet hat.

Werden die Ranken derjenigen Cucurbitaceen, die zur ersten und zweiten Gruppe gehören, nun nicht decapitirt, sondern an der haptotropisch nicht reagirenden Basis abgeschnitten, so tritt niemals eine Reaction an der Spitze der Ranken ein, wenigstens habe ich bei sehr zahlreichen, jüngeren und älteren Ranken, selbst bei den günstigsten Temperaturen, niemals eine Spitzeneinrollung oder auch nur eine geringe Spitzeneinkrümmung beobachten können. Darin liegt aber ein sehr beachtenswerther Unterschied im Verhalten dieser Cucurbitaceenranken und der Passiflorenranken.

Wie schon früher (p. 427) erwähnt, gibt O. Müller an, dass sich die Ranken von vielen Cucurbitaceen, abgeschnitten und in Wasser gesteckt, nach einigen Stunden von der Basis her zu einer regelmässigen Spirale aufrollten. Damit komme ich nun auf den Ausgangspunkt meiner Untersuchungen zurück. Diese Einrollung habe ich ebenfalls beobachtet, sie ist aber sicher nicht eine Folge der Verwundung, wenigstens nicht in der Weise eine Folge davon, wie es die Spitzeneinrollung der Passiflorenranken von dem Abschneiden an der Basis ist. Vielmehr entspricht die von O. Müller beobachtete Einrollung der Alterseinrollung, die bei den alten, ausgewachsenen Ranken der meisten Rankenpflanzen eintritt. Erstens nämlich beginnt diese Einrollung aller-

frühestens immer erst einige Stunden, nachdem die Ranken abgeschnitten wurden, wie es ja auch O. Müller angiebt, nicht aber wie bei *Passiflora* schon nach wenigen Minuten, zweitens erfolgt sie zunächst in der Mitte oder in den basalen Theilen wie bei den alten Ranken, die am Spross belassen werden, ohne eine Stütze gefunden zu haben (vergl. Fitting, 902, p. 547), drittens geht diese Einrollung nicht wie die Einkrümmung bei *Passiflora* nach einiger Zeit wieder zurück, und schliesslich tritt sie bei jungen und bei alten Ranken nicht zu gleicher Zeit ein. Ich habe zahlreiche Ranken von *Sicyos angulata*, *Pilogyne suavis*, *Bryonia dioica*, *Thladianthe dubia* und *Cyclanthera pedata* abgeschnitten und bei sehr günstiger Temperatur in Wasser gesteckt und immer die Beobachtung gemacht, dass ganz junge Ranken erst nach 2—3 Tagen mit der Einrollung beginnen, während die älteren früher und zwar ihrem Alter entsprechend verschieden früh damit anfangen. Am schnellsten tritt die Einkrümmung an ganz alten Ranken ein, die sich auch am Spross schon nach nicht allzu langer Zeit eingerollt hätten. Die abgeschnittenen Ranken verhalten sich überhaupt durchaus wie die anderen Ranken. Sie führen Contactkrümmungen aus und gleichen sie nach einiger Zeit wieder aus, sie setzen ihr Wachsthum, wenn auch in abgeschwächtem Maasse und ohne die Länge der nicht abgeschnittenen zu erreichen, fort, und die ganz jugendlichen Ranken, die sich aus der Knospenlage noch nicht ganz gerade gestreckt haben, entrollen sich weiter. Allerdings muss hervorgehoben werden, dass sich die abgeschnittenen Ranken etwas früher einzurollen beginnen, als wenn man sie am Spross gelassen hätte, und auch etwas früher als gleichaltrige, die man mit einem Sprossstück abgeschnitten hat. Dagegen ist kein Unterschied im Beginn der Einrollung zu beobachten, ob die Ranken ohne oder mit Rankenträger abgeschnitten worden sind (z. B. bei *Sicyos*, *Cyclanthera pedata*). —

Ich will mich nun wieder den Rankenkrümmungen zuwenden, die bei Decapitation an den Cucurbitaceenranken auftreten. Diese Einrollung wird durch Contactreizung der Oberseite im allgemeinen nicht oder doch nur unvollkommen gehemmt. Darauf habe ich schon an anderer Stelle hingewiesen (902, p. 563). Die Versuche wurden in der Weise angestellt, dass die Oberseite der Ranken sehr viele Male mit einem Holzstäbchen gerieben wurde, worauf oberhalb der gereizten Stelle die Decapitation vorgenommen wurde. Ein positives Ergebniss habe ich nur bei Gruppe II, und zwar bei *Momordica Charantia*, erzielt (vergl. Fig. 13), und zwar ver-

halten sich diese Ranken ebenso, wie ich es früher für die der Passifloren angegeben habe: auch bei ihnen pflanzt sich der durch die Verwundung geschaffene Reiz durch die Stelle, die in Folge des Contactes gerade geblieben war, fort, unterhalb dieser Zone nochmals eine Krümmung hervorrufend. Bei *Thladianthe dubia* und der ersten Gruppe habe ich dagegen keine ausgesprochen positiven Ergebnisse erhalten. Der durch die Decapitation erfolgende Reiz scheint also wesentlich stärker zu sein als der Hemmungsreiz, der durch den Contact gegeben ist.

Da sich die Krümmung bei den Cucurbitaceen, die ich zur ersten Gruppe gerechnet habe, nur auf eine so kurze Strecke innerhalb der haptotropisch empfindlichen Zone fortpflanzt, und da mir von

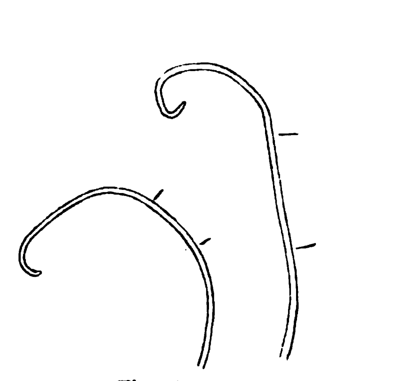


Fig. 13.
Zwei Rankenspitzen v. *Momordica Charantia*, zwischen den Marken oberseits durch Contact gereizt, dann decapitirt.

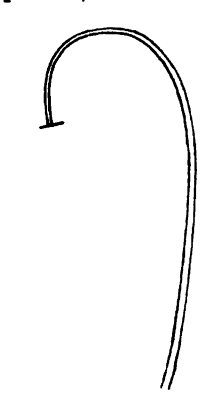


Fig. 14.
Ranke von *Actinostemma paniculatum*, unterhalb der Gabelungsstelle durchschnitten.

der zweiten Gruppe keine Topfexemplare zur Verfügung standen, so habe ich viele der mit den *Passiflora*-Ranken ausgeführten Versuche nicht anstellen können. So viel habe ich aber ermittelt, dass ebenso wie Abschneiden der Spitze auch Abtödtung derselben in heissem Wasser oder in Chloroformwasser wirkt.

Vor allem erhob sich nun auch bei den Cucurbitaceen die Frage, ob jede Verwundung der Ranken eine Krümmung herbeiführt, oder ob dies nicht der Fall ist. Um sie zu entscheiden, wählte ich die Ranken einer Pflanze aus der zweiten Gruppe, *Thladianthe dubia*, da sich bei ihnen die Reaction über einen grösseren Rankentheil ausdehnt, da sie ausserdem ziemlich dick sind, und da bei ihnen ein Tropfenaustritt aus der Wunde nicht beobachtet werden konnte. Ich verfuhr in der Weise, dass ich die Ranken an der

äussersten Spitze mit den Fingern erfasste, durch gelinden Zug spannte und dann mit einem kleinen Messerchen, wie bei *Passiflora*, die Zellen der Epidermis und der darunter liegenden Gewebe auf der Unterseite, einer der Flanken oder der Oberseite abschabte und die Wunde dann durch einen Wassertropfen dauernd nass hielt, der mit einem Gelatine-überzogenen Glasstab aufgetragen wurde. Die Ausdehnung der Wunde in die Tiefe des Rankenkörpers wurde nachträglich an Querschnitten unter dem Mikroskop geprüft. Wurde nur die Epidermis abgeschabt, oder auch die unter ihr liegenden Collenchym- oder Parenchymschichten, so trat eine Reaction nicht ein. Zur Controlle wurden nach etwa 10 Minuten die Ranken unterhalb der Wundstelle quer durchschnitten: nach 2—3 Minuten erfolgte dann oberhalb der Wunde in dem etwa 3—5 cm langen Spitzentheil stets eine kräftige Einrollung. So wie aber die Schabwunde sich dem Centralcylinder näherte, so trat sofort eine entsprechende Krümmung im Spitzentheil ein. Ebenso erfolgte eine solche Reaction bei denjenigen Ranken, an denen keine Schabwunde hergestellt, sondern bei denen nur mit einer feinen Nadel ein Einstich bis in den Centralcylinder ausgeführt wurde. Aus diesen Versuchen darf man also für *Thladianthe* schliessen, erstlich, dass es nicht die Verwundung allein ist, die die Decapitationsreaction hervorruft, zweitens, dass die Verwundung der Epidermis, der unter ihr liegenden Collenchymstreifen und der Parenchymschichten wirkungslos ist, drittens, dass es aller Voraussicht nach eine Verwundung des Centralcylinders ist, die in irgend einer Weise die Reaction bedingt, und viertens, dass sich der durch die Verwundung des Centralcylinders geschaffene Reiz auch über eine Zone fortpflanzt, die durch Abschaben der Epidermis oder darunter liegender Rindenschichten verwundet worden ist.

Von grosser Wichtigkeit wäre es natürlich, festzustellen, welche Zellen in dem Centralcylinder die maassgebenden sind. Ebensowenig wie bei *Passiflora* bin ich bei *Thladianthe dubia* zu einem sicheren Urtheil darüber durch Schabwunden gekommen. Es liegt das einmal an der relativ geringen Dicke der Ranken, sodann aber auch daran, dass möglicher Weise selbst durch vorsichtiges Schaben Zellen und Zellstränge gezerrt oder gequetscht werden könnten, bis zu denen die Wunde noch nicht vorgeschritten ist. Ich habe gute Gründe dafür, solches anzunehmen. Auch durch Einschnitte mit einem scharfen Messer in den Rankenkörper bin ich bis jetzt nicht zu positiven Ergebnissen gelangt.

Bei den anderen Cucurbitaceenranken habe ich, wie gesagt, solche Versuche nicht ausgeführt, doch glaube ich mit der Annahme nicht fehlzugehen, dass ebenso wie bei *Passiflora* und *Thladianthe* so auch sonst bei den Cucurbitaceen eine Verwundung des Centralcylinders oder der allerinnersten, an ihn angrenzenden Rindenschichten Erforderniss zur Hervorrufung der Einrollung oder der Einkrümmung ist.

Actinostemma. Etwas anders wie die anderen Cucurbitaceen verhält sich *Actinostemma.* Die Ranken dieser aus dem östlichen Asien stammenden Pflanze, die seit einigen Jahren als *Actinostemma paniculatum* in den Gärten gezogen wird und auch durch Haage und Schmidt schon in den Handel gebracht ist, hatten schon früher (vergl. 902) wegen der eigenartigen Vertheilung der Contactreizbarkeit mein Interesse erregt. Sie bestehen aus einem allseits haptotropischen Rankenkörper (Rankenträger?) bis zu 15 cm Länge, der sich an seinem oberen Ende in zwei kurze, bis zu etwa 2 cm lange Gabeläste spaltet. Diese sind vorzüglich auf der Unterseite haptotropisch empfindlich, entsprechen also ganz den Ranken der übrigen Cucurbitaceen.

Schneidet man nun an einem dieser Gabeläste die Spitze ab, so erfolgt nach einigen Minuten eine knieförmige Einkrümmung nach der Unterseite hin, wenige Millimeter unterhalb der Wundstelle, wie bei den anderen Cucurbitaceen der ersten Gruppe. Decapitirt man dagegen unterhalb der Gabelungsstelle, so tritt an dem „Rankenträger" nicht etwa eine solche knieförmige, auf eine kleine Zone beschränkte Krümmung ein, sondern es erfolgt an ihm eine bogenförmige Krümmung, wie bei den Cucurbitaceen der zweiten Gruppe. Diese Krümmung, an der sich oft fast die ganze vordere Hälfte des Rankenhauptastes betheiligt (vergl. Fig. 14), erfolgt stets in derjenigen Ebene, in der auch die Gabelung eingetreten ist. Sie beginnt etwa 1—2 Minuten nach der Decapitation und wird in 1—2 Minuten ausgeführt.

Dieser Reactionsmodus legte nun den Gedanken nahe, ob nicht vielleicht bei dieser Pflanze, ähnlich wie bei den Passifloren, durch Abschneiden der Ranken an der Basis eine entsprechende Krümmung an dem Rankenträger eingeleitet werden könnte. Das ist nun thatsächlich so: Wird die Ranke an der Basis abgeschnitten, so beginnt schon nach 1—2 Minuten der „Rankenträger" sich mit grosser Schnelligkeit einzukrümmen, und zwar so, dass der kleinste Krümmungsradius dicht unter die Gabelungsstelle zu

liegen kommt. Diese Krümmung läuft in etwa 2 Minuten ab. Wiederum betheiligt sich an ihr nur der haptotropisch empfindliche Rankentheil (vergl. Fig. 15). Auch erfolgt diese Einrollung stets in der Ebene, in der auch die Gabeläste auseinanderspreizen. Unbedingtes Erforderniss dafür, dass eine solche Reaction eintritt, ist aber, dass die Versuche in sehr günstiger Temperatur (28—30° C.) angestellt werden. Auch dann noch fand ich unter den Ranken stets solche, bei denen eine Einkrümmung nicht mit Deutlichkeit wahrzunehmen war. Dass alle meine Versuche mit den Ranken dieser Pflanze mit denselben Cautelen ausgeführt wurden, die bei

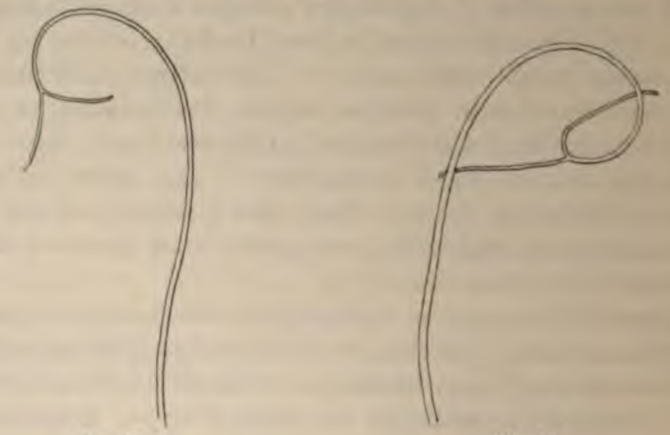


Fig. 15. Fig. 16.
An der Basis abgeschnittene Ranken von *Actinostemma paniculatum*.

den *Passiflora*-Ranken beobachtet wurden (vergl. dazu p. 428), braucht eigentlich nicht ausdrücklich hervorgehoben zu werden. Diese Einrollung, die in Folge des basalen Abschneidens eintritt, bleibt übrigens vielfach nicht auf den Rankenträger beschränkt. Oft werden nämlich auch beide Gabeläste, oder doch wenigstens einer von ihnen, und zwar vorzugsweise derjenige, der der Concavität der Krümmung des Hauptastes zugekehrt ist, in Mitleidenschaft gezogen (vergl. Fig. 16). Auch in diesen Fällen pflegt die Einkrümmung am oberen Drittel des Hauptastes zu beginnen und sich erst etwas später auch an den Gabelästen bemerkbar zu machen. Wurden die Ranken nicht an der Basis abgeschnitten, sondern nur die Spitzen beider Gabeläste oder nur einer von ihnen decapitirt, so konnte ich eine Krümmung des Rankenhauptastes niemals mit Sicherheit feststellen, auch an solchen Exemplaren nicht, an denen nachträglich, in Folge Abschneidens an der Basis, eine solche Reaction eintrat.

Von ganz besonderem Interesse sind die Ranken von *Actinostemma* auch deshalb, weil aus der Schnittfläche, ebenso wie bei *Thladianthe* und *Momordica Charantia*, ein sichtbarer Flüssigkeitstropfen niemals herausdringt.

Wie bei *Passiflora*, so tritt bei *Actinostemma* die Reaction auch dann ein, wenn man eine basale Rankenzone in heissem Wasser oder in Chloroformwasser abtödtet. Die Reizleitung erfolgt mit unverminderter Geschwindigkeit auch durch solche Zonen, die auf 0—2° C. mehrere Stunden abgekühlt waren, überhaupt nicht dagegen durch abgetödtete Strecken. Auch bei *Actinostemma* scheint eine Verwundung des Centralcylinders zur Hervorrufung der Reaction nöthig zu sein, denn wenn man nur die Epidermis abschabt, so bleibt die Einkrümmung aus. Dagegen tritt eine Einkrümmung nicht ein, wenn man unterhalb oder oberhalb der Ansatzstelle der Ranke den Spross durchschneidet. —

Ich habe nun noch zu zeigen, dass auch die Krümmungen bei den Cucurbitaceen, die in Folge stärkerer Verwundungen des Rankenkörpers eintreten, nicht auf einer Welkung, sondern auf Wachsthum beruhen. Eine solche Vermuthung wurde übrigens schon durch das entsprechende Verhalten der *Passiflora*-Ranken sehr nahe gelegt. Es wird genügen, wenn ich eine an *Sicyos angulatus* ausgeführte Messung hier mittheile.

Tabelle 3. *Sicyos angulatus*.

Ranke 15 cm lang. Marken auf Ober- und Unterseite, 3 cm von der Rankenspitze entfernt. Temp. 20°. Bei * wurde 0,5 cm vor den Marken die Spitze abgeschnitten.

	Stundenzahl	1^{00}	*	0^{05}	0^{30}	†	1^{00}	‖
Zuwachs in Theilstrichen.	Oberseite (117,5)	0		10,5	0		0	
1 Theilstr. = 0,012 mm	Unterseite (133,5)	0,5		— 1,5	0,5		9	

Der Krümmungsradius betrug an der markirten Stelle ca. 3 mm.

Aus diesem Versuch kann man also ersehen, dass die Krümmung, wie bei *Passiflora*, durch ein Wachsthum, und zwar durch ein transitorisch beschleunigtes der Mittelzone, zu Stande kommt und auch durch Wachsthum ausgeglichen wird. Die Krümmungen der Cucurbitaceenranken sind also, ebenso wie die der *Passiflora*-Ranken, echte Reizreactionen.

Wiederum erhebt sich nun hier die Frage: Ist an den Krümmungen eine Erhöhung des Turgors zunächst betheiligt? Sie liess sich bei *Passiflora* nicht exact entscheiden. Dagegen habe ich früher gezeigt (902, p. 598ff.), dass für die Contactkrümmungen der

Cucurbitaceenranken von Anfang an eine Veränderung in den Zellmembranen angenommen werden muss, da die durch Contact gereizten Ranken mancher Arten, noch ehe die Reizreaction begonnen hat, bei der Abtödtung in heissem Wasser eine starke Einkrümmung an der Reizstelle erfahren. Es lag nun der Gedanke nahe, zu prüfen, ob Aehnliches auch für die Decapitationskrümmungen Gültigkeit hätte. Ich habe nach dieser Richtung eine ganze Reihe Versuche mit *Thladianthe dubia*, *Cyclanthera pedata*, *Sicyos angulatus*, *Momordica Charantia* und *Bryonia alba* angestellt. Doch habe ich mit keiner dieser Arten ganz eindeutige Ergebnisse erzielt. Am ehesten könnte ich noch sagen, dass bei *Bryonia alba*, bei der die in Folge der Decapitation sich einstellende Krümmung auf eine sehr kleine Rankenstrecke beschränkt bleibt, und bei *Momordica Charantia* beim Abtödten eine entsprechende geringe Einkrümmung erfolge; sie ist aber nicht genügend ausgeprägt, um ganz einwandfrei zu sein.

C. Papilionaceen.

An die Rankenpflanzen der noch weiter zu behandelnden Familien bin ich nur mit sehr geringer Hoffnung herangetreten, dass ich auch an ihren Ranken eine Reaction als Folge einer Verwundung auffinden würde. Und doch habe ich gerade bei den Papilionaceen vielleicht den interessantesten Fall einer solchen Reaction beobachtet.



Fig. 17.
Lathyrus latifolius.
Die Spitzen der Rankenzweige decapitirt. ²/₃ nat. Grösse.

Wenn man bei recht warmem Wetter an den verzweigten Ranken von *Lathyrus latifolius* L. die Spitzen der Rankenzweige abschneidet, so beobachtet man, dass die übrig gebliebenen Stümpfe nach 7—10 Minuten anfangen, sich nach ihren Unterseiten hin über weite Strecken langsam einzukrümmen. Die Reaction ist beendet, wenn die Stümpfe eine mehr oder weniger starke Einkrümmung ausgeführt haben (vergl. Fig. 17). An der Reaction betheiligt sich oft auch der Rankenhauptast, der die seitlichen Verzweigungen trägt. Schneidet man nun einen Seitenzweig einer Ranke an seiner Basis ab, so erfolgt nach einiger Zeit eine ähnliche Einkrümmung. Die Re-

action tritt aber an dem Hauptast und an sämmtlichen Seitenzweigen auch dann ein, wenn man den Rankenhauptast an seiner Basis oberhalb des Blattpaares durchschneidet (vergl. Fig. 18). Manchmal rollen sich alsdann die Seitenzweige mehrfach spiralig zusammen, wie es Fig. 19 zeigt. Diese Reaction tritt annähernd zu gleicher Zeit ein, wie eine Contactkrümmung an einer anderen Ranke, zu der der Impuls gleichzeitig mit dem Abschneiden gegeben worden war, und läuft auch etwa in derselben Zeit ab. Sie findet stets nach ein- und derselben Seite, nämlich nach der haptotropisch besonders empfindlichen Unterseite hin, statt. Die Einkrümmung tritt auch dann ein, wenn man die

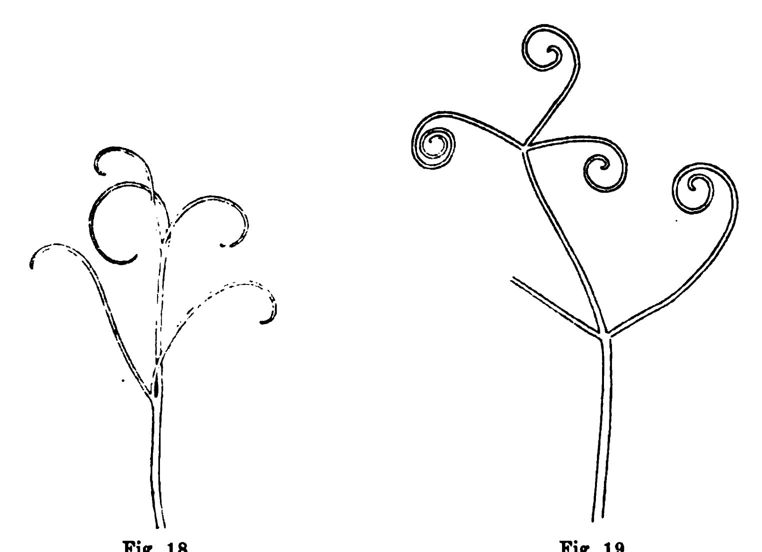


Fig. 18. Fig. 19.
Ranken von *Lathyrus latifolius* an der Basis abgeschnitten. $^2/_3$ nat. Grösse.

Ranken unter Wasser oder unter Quecksilber abschneidet. Setzt man die basal abgeschnittenen Ranken mit der Schnittfläche in Wasser, so geht sie nach einigen Stunden wieder zurück, um bei erneutem Abschneiden eines basalen Rankenstückes abermals aufzutreten. *Lathyrus latifolius* ist auch deshalb interessant, weil die Einkrümmung auch dann eintritt, wenn man den Spross unterhalb des Ranken tragenden Blattes durchschneidet, und zwar pflanzt sich der Reiz nicht nur auf das nächste, sondern oft auch auf das übernächste Rankenblatt fort. Wie bei den Passifloren und den Cucurbitaceen, so ist auch bei *Lathyrus latifolius* nicht eine jede Verwundung des Rankenkörpers im Stande, die Reaction auszulösen.

Wenn man über grössere Strecken hin die Epidermis und die Rinde abschabt, so bleibt sie gänzlich aus. Es scheint also auch bei *Lathyrus* die Verwundung des Centralcylinders Bedingung für die Einkrümmung zu sein. Aus den Schnittwunden quillt ein grösserer Flüssigkeitstropfen nicht hervor, die Schnittflächen werden nur von wenig hervordringender Flüssigkeit etwas nass.

Bei anderen *Lathyrus*-Arten, die ich sonst noch untersucht habe, so z. B. bei *Lathyrus odoratus* L., *articulatus* L. und *silvester* L., habe ich nur sehr wenig ausgeprägte Reactionen beobachtet. Das Gleiche gilt auch von *Lathyrus Aphaca* und den anderen untersuchten Papilionaceen: *Vicia dumetorum*, *Vicia sativa* und *Ervum pisiforme*.

D. Vitaceen.

An *Lathyrus latifolius* schliesst sich im Verhalten der Ranken gegenüber Verwundungen *Vitis vinifera* sehr nahe an. Decapitirt man die Rankenäste, so tritt nach etwa zehn Minuten eine Ein-

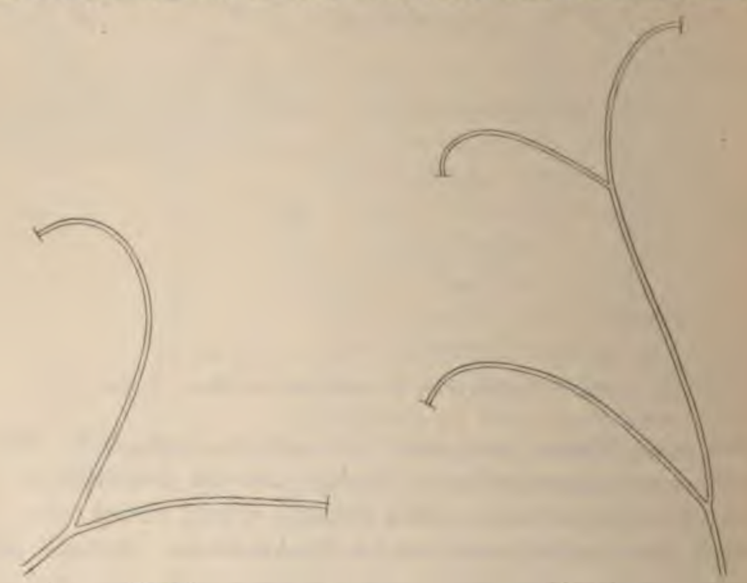


Fig. 20. Fig. 21.
Ranken von *Vitis vinifera*, an denen die Spitzen der Rankenzweige decapitirt worden waren. $^1/_2$ nat. Grösse.

krümmung fast der ganzen Rankenäste ein (vergl. Fig. 20 und 21). Schneidet man die Rankenäste an der Basis ab, so erfolgt eine ähnliche Reaction. Abschneiden des Rankenhauptastes an der Basis hat in der Regel keine ausgesprochene Einkrümmung der Ranken-

zweige zur Folge. Doch findet man auch immer Exemplare, an denen an dem Auftreten einer solchen Reaction garnicht gezweifelt werden kann. Auch bei *Vitis* ist die Einkrümmung stets nach der Unterseite hin gerichtet. Sie tritt meist etwas später ein, als eine entsprechende Contactkrümmung. Während die letztere meist schon nach 7—10 Minuten deutlich sichtbar wird, macht sich die erstere meist erst nach 10—15 Minuten geltend. Hervorgehoben werden muss übrigens, dass an vielen Rankenzweigen die Reaction nicht deutlich eintritt; so ist sie z. B. auch an dem einen Ast in Fig. 20 ausgeblieben. Wie bei *Lathyrus*, so schiesst auch bei *Vitis* aus der Schnittwunde kein Flüssigkeitstropfen heraus. Uebrigens genügt auch bei *Vitis* nicht das Abschaben der Epidermis und der Rinde, um die Reaction hervorzurufen. —

Auffallender Weise gelang es mir bei den Ranken von *Cissus discolor* nicht, durch Abschneiden an der Basis oder durch Decapitiren irgend eine Einkrümmung zu veranlassen, obwohl ich gerade an dieser Pflanze zahlreiche Versuche in dieser Richtung angestellt habe.

E. Polemoniaceen.

Auch die Ranken von *Cobaea scandens* bieten recht wenig Bemerkenswerthes. Schneidet man sie an der Basis ab, so tritt irgend eine bemerkbare Reaction nicht ein. Schneidet man an den dünnen Endzweigen der Ranken die mit Häkchen endenden Spitzen ab, so erfolgt in 2—4 mm Entfernung von der Schnittwunde unter sehr günstigen Aussenbedingungen eine sehr scharfe knieförmige Einkrümmung, an der sich höchstens eine 4—5 mm lange Zone der Rankenzweige betheiligt. Diese Reaction war übrigens, wie erwähnt (p. 433), auch von Pfeffer schon beobachtet worden. Die Ranken von *Cobaea* schliessen sich also ganz an die der ersten Gruppe der Cucurbitaceen an. Ein Flüssigkeitstropfen schiesst aus der Wunde nicht heraus, wie ebenfalls schon Pfeffer erwähnt hatte. —

Andere Rankenpflanzen habe ich nicht untersucht. Doch zweifele ich keinen Augenblick daran, dass es auch in anderen Familien noch Ranken gibt, die ebenfalls eine Reaction ausführen, wenn man sie abschneidet.

Abschnitt II.

Mechanik der durch Temperaturschwankungen veranlassten Rankenkrümmungen.

Vor allem von Correns (896, p. 1ff.) ist bekanntlich gezeigt worden, dass die Ranken der allermeisten Rankenpflanzen auch in Folge von Temperaturschwankungen, sowohl in Folge einer plötzlichen Temperatursteigerung, wie auch in Folge einer Temperatursenkung, eine Spitzeneinrollung erfahren. Ueber die Mechanik dieser Krümmungen hat Correns keine genaueren Untersuchungen, vor allem keine Messungen angestellt. Er sagt darüber nur (896, p. 8ff.): „Die Einrollung auf einen Contactreiz hin kommt, wie de Vries gezeigt hat, durch Turgoränderung zu Stande, erst nachträglich wird allmählich durch Wachsthum die provisorische Volumänderung der Zellen zu einer definitiven gemacht. Genau ebenso wird die Einrollung auf eine Erwärmung hin ausgeführt. Hebt man bei Ranken, die sich in warmem Wasser eingerollt haben, den Turgordruck auf, so gleicht sich die Krümmung ebensoweit aus, wie bei Ranken, die auf einen mechanischen Reiz reagirt haben.“ Es folgen einige Beispiele, bei denen die Turgoraufhebung durch Uebertragung der eben zuvor eingerollten Ranken in absoluten Alkohol bewirkt worden war. Nach einigen Stunden wurden die Ranken dann in Wasser übergeführt, worauf die Einrollung zum guten Theil wieder zurückging. „Ich zog diese Methode der Turgoraufhebung hier der Anwendung starker Salzlösungen vor, da so rasch das Absterben und damit die Unmöglichkeit einer theilweisen Fixirung der Krümmung durch Wachsthum eintreten dürfte.“ Diesen Angaben von Correns gegenüber bemerkt Noll gelegentlich (896, p. 250): „Wenn sich Ranken auch unter dem Einfluss gleichmässig wirkender Temperaturschwankungen (Erwärmung, Abkühlung) und chemischer Reize etwas einkrümmen, . . . so fragt es sich noch sehr, ob der Aehnlichkeit in der äusseren Erscheinung auch ähnliche Auslösungsvorgänge zu Grunde liegen, oder ob nicht jene beobachteten Krümmungsbewegungen einfach denen an die Seite zu stellen sind, wie sie auch beispielsweise durch Salzlösungen, also durch irgendwie hervorgerufene Turgor-Aenderungen, zu Stande kommen.“

Im Anschluss an meine Untersuchungen über die Mechanik der Contactkrümmungen schien es mir aus mancherlei Gründen (vergl. Fitting 902, p. 615 ff.) nicht ganz uninteressant, auch der

Mechanik der Temperaturkrümmungen etwas Aufmerksamkeit zuzuwenden. Zunächst habe ich eine Anzahl Messungen mit dem Horizontalmikroskop in derselben Weise ausgeführt, wie ich es in meiner früheren Arbeit (902, p. 567 ff.) beschrieben habe. Die Messmarken brachte ich, wie auch sonst, mit bester, selbstangeriebener chinesischer Tusche an. Ich bespreche zunächst diejenigen Krümmungen, die bei einer Temperatursteigerung eintreten. Diese Krümmungen der Ranken wurden in verschiedener Weise herbeigeführt. Bei den Passiflorenranken, an denen die Tuschemarken auch in Wasser sehr fest haften blieben, verfuhr ich in der Weise, dass ich sie in geräumige Bechergläser mit warmem Wasser übertrug. Diese Methode hat auch Correns vielfach mit gutem Erfolg angewendet. Bei den Ranken der Cucurbitaceen *(Sicyos, Cyclanthera)* kam ich aber mit ihr nur selten zum Ziel, da bei ihnen die Tuschemarken im Wasser leicht abgelöst werden, auch dann, wenn ich die Ranken zuvor mit Chloroformwasser abwusch. Bei ihnen stellte ich mir deshalb einen kleinen Luftraum mit entsprechender Temperatur her, dadurch, dass ich zwei grosse Bechergläser von verschiedener Weite ineinander stellte und den Zwischenraum zwischen beiden mit Wasser füllte, das durch einen kleinen Brenner auf die gewünschte Temperatur gebracht werden konnte. Verschlossen wurde das zur Aufnahme der Ranke bestimmte kleinere Becherglas durch einen jener Porzellandeckel, wie sie für Wasserkulturgefässe jetzt allgemeine Verwendung finden. In der kleineren, runden Oeffnung in dem Deckel befestigte ich ein kleines Thermometer, das die Temperatur in dem Becherglas anzeigte. Durch den grösseren Spalt führte ich in das Becherglas die Ranke ein und verschloss ihn dann möglichst dicht mit Watte. Natürlich musste dafür Sorge getragen werden, dass das innere Becherglas nicht durch den Auftrieb des umgebenden Wassers emporgehoben wurde. Da bei diesen Versuchen in der gewärmten Luft die Ranken ihre Krümmungen nur äusserst langsam wieder rückgängig machten, so gab ich in das innere Becherglas etwas Wasser und kleidete es mit feuchtem Filtrirpapier aus. Aber auch dann noch erfolgte die Ausgleichung der Krümmungen im allgemeinen äusserst langsam, langsamer als im Wasser und langsamer, als sie Correns beobachtete. Den Ursachen dieser Verzögerung habe ich nicht weiter nachgeforscht.

Zu den Messungen selbst möchte ich noch folgendes bemerken: War die Krümmung eingetreten, so wurde die Ranke aus dem ge-

wärmten Raum herausgenommen, gemessen und dann nochmals in den warmen Raum so lange übertragen, bis die Krümmung wieder völlig zurückgegangen war. Für annähernde Gleichhaltung der Temperatur in dem gewärmten Wasser oder der gewärmten Luft für längere Zeiten konnte ohne grosse Schwierigkeiten gesorgt werden. Es muss noch dem Einwande begegnet werden, dass die Temperaturänderungen während der Messungen, die ja, wie gesagt, ausserhalb des gewärmten Raumes vorgenommen werden mussten, irgend welche Störungen an den Ranken veranlasst oder neue Reactionen ausgelöst haben könnten, Schwierigkeiten, wie sie ja bekanntlich beim Studium derjenigen Blattbewegungen, die durch Temperaturschwankungen hervorgerufen werden, bisher nicht völlig haben überwunden werden können (vergl. z. B. Jost 898, p. 345 ff.). Diese Schwierigkeiten sind nun bei den Ranken durchaus ohne Bedeutung. Erstens nämlich hat bekanntlich Correns gezeigt, dass die Krümmungen, die an den Ranken in Folge von Temperatursenkung eintreten, in gleichem Sinne erfolgen wie die in Folge von Temperaturerhöhung eintretenden. Die Störung müsste sich also stets in einer Verstärkung der schon vorhandenen Krümmung[1] äussern. Eine solche Verstärkung habe ich nun bei der Temperatursenkung während der Messungen niemals beobachtet, ebensowenig hat Correns (896, p. 3 und p. 13) etwas dergleichen gesehen. Wohl aber beobachtete ich bei einigen Cucurbitaceenranken noch eine Verstärkung der Einrollung, nachdem ich sie in den gewärmten Raum zurückgebracht hatte. Ausserdem aber habe ich eine Reihe von Messungen vor dem Eintreten der Temperaturkrümmungen und nach dem Rückgang derselben angestellt, ohne in der Zwischenzeit die Ranken aus dem gewärmten Wasser oder aus der gewärmten Luft herauszunehmen. Diese Messungen haben die anderen durchaus bestätigt.

Tabelle 4. *Passiflora coerulea.*

Ranke 13,5 cm lang. Marken *A* auf Ober- und Unterseite, 1,8 cm von der Rankenspitze, Marken *B* auf Oberseite, 4 cm von ihr entfernt. Anfangstemperatur 20° C. Bei * wurde die Ranke bis zum Schlusse des Versuches in Wasser von 34—35° C. übertragen und aus ihm nur während der Messung herausgenommen. Der kleinste Krümmungsradius der eintretenden Krümmung betrug bei *A* ca. 4 mm, bei *B* 12 mm. Bei † begann die Krümmung zurückzugehen, bei ‖ war die Ranke wieder fast gerade geworden.

		Stundenzahl	1^{30}	*	0^{00}	0^{30}	†	0^{30}	‖	1^{0}
Zuwachs in Theilstrichen. 1 Theilstr. = 0,012 mm	*A*	Oberseite (98)	0		9	0		0		0
		Unterseite (140)	0		—1,5	0		9		1
	B	Oberseite (106,5)	0		5	0		0		0,5

Tabelle 5. *Passiflora gracilis.*

Ranke 18 cm lang. Marken auf Ober- und Unterseite, Marken *A* 3 cm, Marken *B* 5 cm von der Rankenspitze entfernt. Anfangstemperatur 28° C. Bei * wurde die Ranke in Wasser von 40° C. übertragen. Die Krümmung begann etwa nach $^1/_2$ Minute und lief in 1—2 Minuten ab. Der Krümmungsradius betrug bei *A* schliesslich ca. 4 mm, bei *B* ca. 7 mm. Nach der Messung blieb die Ranke in Luft bei 30° C. Nach einiger Zeit ging die Krümmung zurück, bei || war die Ranke wieder gerade geworden.

		Stundenzahl	0^{45}	*	0^{03}	2^{00}	||	1^{00}
Zuwachs in Theilstrichen. 1 Theilstr. = 0,018 mm	*A*	Oberseite (81)	0		9	0		0
		Unterseite (78)	0		— 0,5	9		0
	B	Oberseite (75)	0		5	0		0
		Unterseite (81)	0		0	7		0

Tabelle 6. *Passiflora gracilis.*

Ranke 16 cm lang, Marken auf Ober- und Unterseite, 3,5 cm von der Rankenspitze entfernt. Anfangstemperatur 30° C. Bei * wurde die Ranke in Wasser von 40° C. übertragen und dauernd in ihm gelassen. Nach $^1/_2$ Minute begann die Einrollung, die in etwa 2 Minuten beendigt war. Es wurden vier Windungen gebildet; an der Stelle, wo die Marken angebracht waren, betrug der Krümmungsradius ca. 2 $^1/_2$ mm. Nach 1 Stunde begann die Krümmung in dem dauernd auf 40° gehaltenen Wasser zurückzugehen (†), die Ranke war schon bei || wieder fast ganz gerade geworden. Nun erst wurde die Ranke aus dem Wasser genommen und wieder gemessen.

	Stundenzahl	2^{00}	*	0^{03}	1^{00}	†	0^{30}	||	1^{00}
Zuwachs in Theilstrichen. 1 Theilstr. = 0,018 mm	Oberseite (90)	0		—	—		—		0
					15				
	Unterseite (90)	0		—	—		—		0
					12				

Von Cucurbitaceen habe ich, wie schon erwähnt, *Sicyos angulatus* und *Cyclanthera pedata* untersucht. Von *Sicyos* misslangen mir viele Versuche, weil die Sprosse glasartig spröde sind und in Folge dessen bei den Biegungen oft zerbrechen, die während der Versuche unvermeidlich sind.

Tabelle 7. *Sicyos angulata.*

Ranke 12 cm lang, Marken auf Ober- und Unterseite, *A* 2 cm, *B* 3,5 cm von der Spitze entfernt. Anfangstemperatur 25° C. Bei * wurde die Ranke in Wasser von 38° C. übertragen. Nach $^3/_4$ Minute etwa begann die Einrollung, die in ca. 2 Minuten beendigt war. Bei *A* betrug der Krümmungsradius ca. 3 mm, bei *B* etwa 5 mm. Die Krümmung ging nicht wieder zurück.

		Stundenzahl	1^{15}	*	0^{03}
Zuwachs in Theilstrichen. 1 Theilstr. = 0,018 mm	*A*	Oberseite (60)	1		10 [1])
		Unterseite (72)	1,5		— 2 [1])
	B	Oberseite	1		5
		Unterseite	1		abgesprungen!

1) Bei diesen Zahlen ist zu berücksichtigen, dass die Verkürzung der Unterseite z. Th. auf das durch den kleinen Krümmungsradius bedingte Missverhältniss zwischen gemessener Sehne und Bogen zurückzuführen ist.

Tabelle 8. *Sicyos angulata.*

Ranke 16 cm lang. Marken auf Ober- und Unterseite, 1,5 cm von der Spitze entfernt. Anfangstemperatur 25° C. Bei * wurde die Ranke dauernd in einen Luftraum von 38° C. übertragen. Nach $^1/_2$ Minute etwa begann die Einrollung, die in ca. 2 Min. beendigt war. Es waren $3\,^1/_2$ Windungen gebildet worden. An der markirten Stelle betrug der Krümmungsradius ca. 2 mm. Bei † begann die Krümmung zurückzugehen. bei || war die Ranke wieder nahezu gerade geworden.

	Stundenzahl	1^{15}	*	0^{03}	1^{45}	†	3^{00}	||
Zuwachs in Theilstrichen.	Oberseite (95)	0		—	—		—	
					12			
1 Theilstr. = 0,018 mm	Unterseite (100)	0		—	—		—	
					10			

Tabelle 9. *Cyclanthera pedata.*

Ranke 14 cm lang. Marken auf Ober- und Unterseite, 3,5 cm von der Spitze entfernt. Anfangstemperatur 27° C. Bei * wurde die Ranke in einen Luftraum von 38° C. gebracht. Nach 1 Minute etwa begann die Einrollung. Sie betrug nach weiteren 2 Min. 2 Windungen. Der Krümmungsradius betrug an der markirten Stelle ca. 7 mm. Nach der Messung blieb die Ranke in Luft von 28° C. Bei † begann die Krümmung zurückzugehen, bei || war die Ranke nahezu gerade geworden.

	Stundenzahl	1^{15}	*	0^{03}	2^{00}	†	1^{30}	||
Zuwachs in Theilstrichen.	Oberseite (105)	0		7	0		0	
1 Theilstr. = 0,018 mm	Unterseite (91)	0		—1,5	0		6,5	

Aus den mitgetheilten Messungen geht wohl zur Genüge hervor, dass auch die Einrollung, die an den Ranken in Folge von Temperaturerhöhung eintritt, auf einem Wachsthumsvorgange beruht, und zwar dass sie, wie auch bei den Contactkrümmungen, durch ein transitorisch beschleunigtes Wachsthum der Mittelzone zu Stande kommt. Ebenso, wie die Einrollung ein Wachsthumsvorgang ist, ist auch die Ausgleichung der Krümmung, die nach einiger Zeit einsetzt, ein solcher: er besteht wiederum in einer vorübergehenden Wachsthumsbeschleunigung der Mittelzone. Beide Beschleunigungen werden durch einen völligen Wachsthumsstillstand getrennt. Demnach ist auch für die Krümmungen, die in Folge von Temperatursteigerung erfolgen, die Curve mit doppeltem Gipfel bezeichnend, wie ich sie früher für die Contactkrümmungen eingehend ermittelt habe.

Weit mehr Schwierigkeiten hat mir das Studium der Mechanik bei denjenigen Krümmungen verursacht, die in Folge einer Temperatursenkung eintreten. Diese Krümmungen erfolgen erstlich im Gegensatz zu denjenigen, die durch eine Temperatursteigerung hervorgerufen werden, nicht bei Uebertragung in entsprechend gekühlte Luft, sondern, worauf auch schon Correns (896, p. 12)

hingewiesen hat, seltsamer Weise nur in kaltem Wasser. Davon habe ich mich durch eine Reihe von Versuchen überzeugt. Zweitens habe ich schon darauf aufmerksam gemacht, dass die Tuschemarken an den Cucurbitaceenranken im Wasser meist während der Versuche abgelöst werden. Die Ranken von *Passiflora* führen leider diese Krümmungen überhaupt nicht aus, wie ich, ebenfalls in Uebereinstimmung mit Correns (896, p. 12), gesehen habe. Andere Marken als Tuschemarken durften drittens nicht angewendet werden, da die verschiedenen Lackarten, die ich geprüft habe, die Ranken schädigten. Ich musste also auf gut Glück mit den Tuschemarken arbeiten. Ich habe schliesslich doch einige brauchbare Messungen, wenigstens mit den Ranken von *Sicyos angulatus*, durchführen können, wohingegen an den Ranken von *Cyclanthera pedata* die Marken bei allen Versuchen absprangen.

Tabelle 10. *Sicyos angulata.*

Ranke 11 cm lang, Marken auf Ober- und Unterseite, 3 cm von der Spitze entfernt. Anfangstemperatur 26° C. Bei * wurde die Ranke in ein Becherglas in durch Eis gekühltes Wasser von 5° übertragen. Nach ungefähr 6 Minuten begann die Einrollung, sie betrug nach weiteren 6 Minuten etwas mehr als eine Windung. Nun wurde die Ranke aus dem kalten Wasser herausgenommen, worauf sie sich in den nächsten 3 Min. weiter um etwa eine Windung einrollte. Der Krümmungsradius betrug alsdann an der markirten Stelle ca. 7 mm. Bei † begann der Ausgleich in der Luft von 26°, der bei || beendigt war.

	Stundenzahl	1^{00}	*	0^{15}	0^{10}	†	0^{30}	||	1^{00}
Zuwachs in Theilstrichen.	Oberseite (65)	1		6	—		0		0
1 Theilstr. = 0,018 mm	Unterseite (63)	1,5		0	—		5		0,5

Tabelle 11. *Sicyos angulata.*

Ranke 13 cm lang, Marken auf Ober- und Unterseite, 2 cm von der Spitze entfernt. Alles ganz wie im vorigen Versuche. 15 Minuten nach Uebertragung in das kalte Wasser (5°) waren ca. 1,5 Windungen gebildet. Als nun die Ranke aus dem Wasser herausgenommen wurde, verstärkte sich die Krümmung noch etwas. Die Marken auf der Oberseite waren inzwischen abgesprungen. An der markirten Stelle betrug der Krümmungsradius ca. 5 mm.

	Stundenzahl	1^{30}	*	0^{20}	0^{10}	†	0^{30}	||
1 Theilstr. = 0,018 mm.	Unterseite (70)	0		0	—		7	

Tabelle 12. *Sicyos angulata.*

Ranke 12 cm lang. Marken auf Ober- und Unterseite, 3 cm von der Spitze entfernt. Alles wie in Versuch 10. 15 Minuten nach Uebertragung in das kalte Wasser (4°) war 1 Windung gebildet. Der Krümmungsradius betrug bei der Messung an der markirten Stelle ca. 6 mm. Die Marken auf der Unterseite waren im Wasser abgesprungen.

	Stundenzahl	2^{00}	*	0^{30}	0^{10}	1^{00}	||
1 Theilstr. = 0,018 mm.	Oberseite	1		6	—	0	

Ehe aus diesen Messungen Schlüsse gezogen werden können, muss zunächst noch dem Einwand begegnet werden, dass die Verstärkung der Krümmung, die nach der Herausnahme der Ranken aus dem kalten Wasser gewöhnlich eintritt, eine Folge der plötzlichen Temperatursteigerung gewesen sei, die damit verbunden war, und also eine neue Reaction, die möglicher Weise den Effect der Abkühlung verschleiern könnte. Ich kann mich darauf beschränken, einige Worte von Correns anzuführen, denen ich mich nach meinen Beobachtungen durchaus anschliessen muss (896, p. 13): „Man könnte erwarten, dass die aus dem kalten Wasser in gewöhnliche Temperatur zurück versetzten Ranken sich einrollen. Die Temperatursteigerung beträgt nun ja ebenso viel Grade, als vorher jener Temperaturabfall betrug, der reizend wirkte. Die genauere Beobachtung liefert aber gar keine Bestätigung für diese Ansicht. In der That ist zunächst die Bewegung noch rasch, dann wird sie langsamer, um endlich aufzuhören. Wäre die eben gemachte Annahme berechtigt, so müsste das Tempo der Einrollung, so lange die Nachwirkung dauert, abnehmen, dann zunehmen, wenn die neue Reaction beginnt, und schliesslich wieder abnehmen. Von dieser Zunahme ist jedoch nichts zu sehen.“ Hinzufügen will ich nur noch, dass eine solche Einrollung als Folge der Temperatursteigerung auch dann völlig unterblieb, als ich Ranken aus abgekühlter Luft (3—4°), in der sie, wie schon gesagt, eine Krümmung nicht ausführten, in die höhere Temperatur brachte.

Nach allem Gesagten kann kein Zweifel sein, dass die gemessenen Werthe im wesentlichen als Erfolg der Abkühlung im Wasser zu betrachten sind. Meine Tabellen lehren aber, dass dieser Erfolg in einer Wachsthumsbeschleunigung der Mittelzone besteht, und dass die Krümmung durch eine Wachsthumsbeschleunigung zu Stande kommt, die von der convex werdenden Seite nach der concav werdenden hin allmählich abnimmt. Es besteht also im wesentlichen völlige Uebereinstimmung in der Mechanik der Krümmungen, mögen sie nun durch Temperaturzunahme oder durch Temperaturabnahme zu Stande kommen. Das Gleiche dürfte für die Ausgleichung dieser Krümmungen gelten.

Auch bei diesen Krümmungen, die durch Temperaturschwankungen hervorgerufen werden, muss die Frage aufgerollt werden, ob an der Wachsthumsbeschleunigung etwa eine Turgorvariation (Steigerung) betheiligt ist. Die Versuche, die Correns (vergl. oben p. 464) angestellt hat, erscheinen mir nicht genügend ein-

deutig zu sein, um diese Frage zu bejahen. Correns tödtete die Ranken in absolutem Alkohol ab und brachte sie dann in Wasser, worauf die Krümmung zum guten Theil zurückging. Nun könnten aber sehr wohl die Membranen gewisser Zellenzüge durch die energische Wasserentziehung im Alkohol dauernd physikalisch verändert worden sein, so, dass sie sich bei Uebertragung in Wasser nicht mehr in dem Grade mit Wasser imbibirten, wie in lebendem Zustande. Auch ist es sehr wohl möglich, ja wahrscheinlich, dass das Wasser, das vorzugsweise von der Schnittfläche aus Zugang ins Rankeninnere findet, nicht gleichmässig in alle Gewebe des Rankenkörpers vordringt. Ich habe mich deshalb dieser Methode nicht bedient, sondern, wie auch sonst, die Ranken in heissem Wasser oder in Chloroformwasser abgetödtet. In heissem Wasser sterben sie momentan, in Chloroformwasser nach 1—2 Minuten ab. Durch beide Methoden erhielt ich weder bei den Ranken von *Passiflora coerulea* und *gracilis,* noch auch bei denen von *Cyclanthera pedata* und *Sicyos angulata* einen wesentlichen Ausgleich der bereits zuvor erzielten Krümmung: bei der Mehrzahl der Ranken wurde im Moment der Abtödtung die Krümmung zunächst noch etwas verstärkt, um dann auf das vorige Maass zurückzugehen. Nur bei den Ranken von *Sicyos angulata* beobachtete ich des öfteren einen ziemlich weitgehenden Ausgleich, der, ähnlich wie der entsprechende bei Abtödtung von durch Contactreiz gekrümmten Ranken, darauf zurückzuführen sein dürfte, dass die Ranken dieser Species auch in ungereiztem Zustande bei der Abtödtung vielfach nach der Oberseite hin concav werden (vergl. Fitting 902, p. 598).

Auch bei den Wärmekrümmungen habe ich wieder darauf geachtet, ob an den Ranken der Cucurbitaceen im Moment der Abtödtung nach erfolgter Induction, aber ehe eine ausgesprochene Reaction eingetreten ist, eine kräftige Einkrümmung erfolgt. Bei *Cyclanthera pedata* habe ich solches bei einer Reihe von Ranken beobachtet. Doch möchte ich ausdrücklich bemerken, dass ich andere Cucurbitaceenranken nicht zur Verfügung hatte, um diese Frage eingehender zu entscheiden. Dass auch für die Krümmungen, die in Folge von Temperaturschwankungen eintreten, die Annahme einer Turgorsteigerung nicht begründet werden kann, werde ich bei der Discussion der Thatsachen im Abschnitt IV zeigen.

Abschnitt III.

Bedingungen der schraubigen Einrollung der basalen, zwischen Rankenbasis und Stütze gelegenen Rankentheile.

In meiner früheren Arbeit habe ich schon eingehend meine Beobachtungen über den Einfluss der Stützenumwickelung auf das Wachsthum der Ranken, sowohl der Theile, die die Stütze umwickelt haben, wie auch derjenigen, die zwischen Rankenbasis und Stütze gelegen sind, mitgetheilt. Ich habe meinen damaligen Angaben (902, p. 601 ff.) nichts wesentlich Neues hinzuzufügen. Hier möchte ich dieselben aber noch durch die Mittheilung meiner Beobachtungen über die Bedingungen der bekannten schraubigen Einrollung vervollständigen, die nach der Umwickelung der Stütze in den basalen Rankentheilen eintritt.

Diese Einrollung der Ranken hat schon viele Forscher beschäftigt. Was zunächst ihre Mechanik betrifft, so ist es nach den überzeugenden, makroskopischen Messungen von De Vries (874, p. 315 ff.) von niemandem in Zweifel gezogen worden, dass sie durch eine bleibende Verlängerung, d. h. also durch ein Wachsthum, der convexen Seite zu Stande kommt, wobei die concave Seite eine geringe Verkürzung erfährt. Auch Darwin (876, p. 123) führt dafür einige Beobachtungen an, glaubt aber doch nicht, dass die ganze Einrollung allein dem Wachsthum zuzuschreiben sei. Leclerc du Sablon (885, p. 46) möchte die Verkürzung der Concavseite auf eine Herabsetzung des Turgors im Alter zurückführen, ohne aber für diese Annahme hinreichende Beweise anzugeben. Die Umkehrpunkte, die in Ein- oder Mehrzahl auftreten, sind als nothwendiges, mechanisches Postulat schon von Mohl (827, p. 79) erkannt worden.

Ueber die Bedingungen dieser Einrollung ist viel discutirt worden. Darwin spricht darüber in einem besonderen Abschnitt (p. 121 ff.). Er sagt (p. 124), die Einrollung beginnt nicht eher, als bis die Ranke durch Wachsthum nahezu ihre volle Länge erreicht hat. „Sie steht in keiner nothwendigen Beziehung zu dem Rollen der Spitzen um eine Stütze, wie wir es bei *Ampelopsis* und *Bignonia capreolata* sehn, bei denen die Entwickelung von Haftscheiben genügt, spirale Zusammenziehung zu verursachen.“ Die Zusammenziehung scheint aber doch mit der greifenden Bewegung, als Folge einer Berührung mit einer Stütze, in Zusammenhang zu stehen. Denn sie beginnt meist bald nach der Umwickelung der

Stütze an dem eingerollten Ende. Auch ziehen sich einige Ranken niemals spiralig zusammen (vergl. z. B. *Bignonia capreolata* p. 75, *Cissus discolor* p. 110, *Ampelopsis hederacea* p. 113 u. a.), wenn sie nicht zuvor einen Gegenstand ergriffen haben. Die meisten freilich thun dies bekanntlich im Alter. p. 125: „Alle diese Thatsachen zusammengenommen beweisen, dass der Act eines Ergreifens einer Stütze und die spiralige Zusammenziehung der ganzen Länge der Ranke nicht nothwendig miteinander zusammenhängende Erscheinungen sind.“ Aeusserte sich also Darwin sehr vorsichtig über den causalen Zusammenhang zwischen Einrollung und Ergreifen einer Stütze, so glaubte De Vries (876, p. 306) im Anschluss an Sachs (874, p. 839 ff.) einen solchen in einer „Verbreitung der Wirkung des Reizes“ erkennen zu können, der von der Stütze durch den Contact ausgeht, auf Grund der Beobachtung, dass bei einseits haptotropischen Ranken stets diejenige Seite bei der Einrollung convex wird, die sich auch bei der Umschlingung der Stütze so verhält. Diese nicht hinreichend begründete Ansicht ist dann von vielen Seiten angenommen worden. Pfeffer (881, Bd. II, p. 217) beschränkt sich zunächst darauf, zu sagen, dass die Einrollung durch den Contactreiz beschleunigt werde, sagt aber dann (ebda. p. 252): „In der schraubigen Aufrollung des zwischen Stütze und Stengel frei ausgespannten Theils der Ranke haben wir ferner ein Beispiel von Fortpflanzung des Reizes auf nicht berührte Partien kennen gelernt.“ Der Ansicht von Sachs-De Vries trat aber namentlich Leclerc du Sablon (885, p. 42 ff.) scharf entgegen. Er möchte die Einrollung der freien Rankenstrecke am ehesten vergleichen mit der Alterseinrollung der Ranken, die keine Stütze gefasst haben. Der Contactreiz wirkt nicht dadurch als Ursache für sie, dass er sich allmählich basalwärts ausbreitet, sondern dadurch, dass er die Ranken bald in einen Zustand versetzt, der sie den gealterten Ranken ähnlich macht: „... lorsqu'une vrille est définitivement fixée à un support, ses mouvements cessent, sa croissance se ralentit, ses tissues se lignifient, en un mot elle acquiert le caractère d'une vrille vieille.“ So bemerkte ja auch schon Darwin, dass eine Ranke sich um so früher einrollte, je älter sie war, als sie die Stütze erfasste. Von besonderer Wichtigkeit und für die Auffassung von Leclerc du Sablon scheinbar günstig ist dessen Beobachtung, dass die „allseits empfindlichen“ Ranken des Weinstocks, mögen sie eine Stütze gefasst haben mit welcher Seite sie wollen, sich in den freien Partien

stets nach nur einer Seite concav einrollen, und zwar derjenigen, die auch in alten, nicht befestigten Ranken concav wird; während doch, wenn der Contactreiz die Richtung der Einrollung bestimmte, stets diejenige Seite hätte concav werden müssen, die sich auch an der Stütze concav gekrümmt hatte. Nach Leclerc du Sablon's Auffassung würde also in unserer heutigen Ausdrucksweise die spiralige Einkrümmung der basalen Rankentheile auf eben derselben „Umstimmung“ des Rankenkörpers beruhen, die es bei den nicht mit einer Stütze in Berührung gekommenen, gealterten Ranken bewirkt, dass sie nicht mehr geradlinig weiterwachsen, sondern sich spiralig einrollen. Nur die Ursache dieser vorzeitigen Umstimmung bei den um Stützen gewickelten Ranken würde der Contactreiz sein.

Allen diesen Ansichten gegenüber steht die nicht genügend bewiesene Auffassung Mac Dougal's (896, p. 391), dass der Contactreiz der Stütze überhaupt ganz belanglos sei zur Hervorrufung der Einrollung. Seiner Meinung nach wirkt als Reizursache der mechanische Zug, der vom Rankenspross auf die an der Stütze befestigte Ranke ausgeht oder auch künstlich ausgeübt werden kann. Bemerkenswerth ist auch seine Angabe, dass vorübergehende Contactreize, die auf die freie Rankenpartie ausgeübt wurden, in keiner Weise den Modus und das zeitliche Erscheinen der freien Windungen änderten. —

Meine eigenen Beobachtungen über die Mechanik der Einrollung bestätigten im allgemeinen die Angaben von De Vries. Ich zog es vor, nicht makroskopische Messungen, sondern, wie es auch sonst mit gutem Erfolg geschah, mikroskopische Messungen mit Hülfe des Horizontalmikroskopes auszuführen. Allerdings sind diese Messungen aus verschiedenen Gründen gerade bei der Einrollung der Ranken zwischen Rankenspross und Stütze begreiflicher Weise nicht ganz einfach. Die Einrollung ist mit einer bedeutenden, bleibenden Verlängerung der Oberseite und einer geringen Verkürzung der Unterseite, demnach also mit einem Wachsthum der Mittelzone verbunden, das gegenüber dem zuvorigen Wachsthum vielfach als ein vorübergehend beschleunigtes zu betrachten ist. Ich begnüge mich hier mit einem Beispiel.

Tabelle 13. *Sicyos angulata.*

Ranke 20 cm lang, fast ausgewachsen; bei * wurde der Spitze Gelegenheit gegeben, sich um eine Stütze mit zwei Windungen herumzuwickeln. Temp. 25° C. Die Marken befanden sich ca. 3 cm von der Stütze entfernt.

	Stundenzahl	2^{00}	*	1^{00}	1^{00}	1^{00}	2^{00}
Zuwachs in Theilstrichen.	Oberseite (109)	0,5		0,5	1	2	5
1 Theilstr. = 0,012 mm	Unterseite (101)	0		—	—	—	—0,5

Vor der letzten Messung wurde die Ranke in der Nähe der Stütze abgeschnitten, um die nun verschobenen Marken der Oberseite und die Marken der Unterseite messen zu können.

Die auch in dem Versuch zu Tage tretende, geringe Verkürzung, ebenso wie auch die Verkürzungen, die De Vries beobachtete, bedürfen zu ihrer Erklärung nicht der Annahme einer Turgordepression, sondern nur der Annahme, dass die Unterseite der Ranken bei der starken Einkrümmung etwas comprimirt wird. Und da die Einrollung der Hauptsache nach, wie sich aus meinen Zahlen auch leicht berechnen lässt, durch ein Wachsthum der Mittelzone zu Stande kommt, so bleibt überhaupt kein Grund, eine Turgorsenkung für diese Bewegung in Anspruch zu nehmen, wie es Darwin, zum Theil wenigstens, gethan hat. Die Einrollung verläuft, wie aus meinen Zahlen hervorgeht, ungefähr ebenso wie die Einrollung, die in alternden Ranken eintritt (vergl. 902, p. 550 ff.); auch für diese ist ein absolut beschleunigtes Wachsthum der Rankenoberseite, und vielfach auch der Mittelzone, bezeichnend.

Was nun den Zeitpunkt betrifft, in dem die Einrollung zwischen Rankenspross und Stütze erfolgt, so habe ich schon anderwärts (902, p. 608) darauf hingewiesen, dass ich die Angabe von Darwin, dem auch Mac Dougal (898, p. 153) folgt, nicht habe bestätigen können, wonach die um eine Stütze gewickelte Ranke erst dann beginnt, sich einzurollen, wenn sie ihre normale Länge erreicht hat. Meinen Beobachtungen nach, die sich sowohl auf Ranken von Passifloren wie auch auf solche von Cucurbitaceen beziehen, wird vielmehr das Wachsthum nach Erfassung der Stütze sehr bald retardirt; die Einrollung beginnt immer schon, ehe die Ranken die normale Länge erreicht haben. Davon kann man sich sehr leicht überzeugen, wenn man ganz jungen, aufrecht gerichteten Ranken eine Stütze zur Umwickelung darbietet. An solchen Ranken kann man auch feststellen, dass sie auch während der Einrollung nicht mehr die Länge der anderen Ranken erreichen, die keine Stütze gefunden haben. Hier zwei Beispiele:

Versuch 1.

Eine noch jugendliche Ranke von *Sicyos angulata*, 10 cm lang, wurde mit einer Stütze (einem dünnen, gedrehten Holzstabe) in Berührung gebracht. Die Spitze wickelte sich in 1 ½ Windungen um dieselbe. Für fortdauernden Contact wurde durch öftere

Erschütterungen der Stütze gesorgt. Schon nach 3 Stunden (Temp. 25—28° C.) begann sich der zwischen Rankenspross und Stütze gelegene Rankentheil, der sich noch etwa um ½ cm verlängert hatte, von der Stütze anfangend, schraubig einzurollen. Die nächst ältere Ranke, fast ausgewachsen, war in diesem Zeitpunkt etwa 23 cm lang, aber noch völlig gerade. Am nächsten Tag war die jüngere Ranke stark eingerollt, die ältere noch gerade. Als die Ranke nun abgeschnitten, von der Stütze abgewickelt und gerade ausgezogen wurde, erwies sie sich um ca. 10 cm kürzer als die ältere!

Versuch 2.

Eine noch jugendliche Ranke von *Passiflora gracilis*, ca. 8 cm lang, wurde mit einem dünnen, gedrehten Holzstab in Berührung gebracht, Morgens 9 Uhr. Die Spitze wickelte sich in einer Windung um ihn. Für dauernden Contact wurde wie im Versuch 1 gesorgt. Nachmittags 4 Uhr (Temp. 25—29° C.) begann der Rankentheil zwischen Spross und Stütze sich von der Stütze aus einzurollen. Er hatte sich bis zu diesem Zeitpunkt noch etwa um ½ cm verlängert. Die nächst ältere Ranke war alsdann etwa 18 cm lang. Am nächsten Tag war die jüngere Ranke stark schraubig eingerollt, die ältere hatte sich an ihrer Basis stark nach abwärts gebogen. Auch hier ergab sich beim Auseinanderziehen der Windungen wieder eine sehr bedeutende Längendifferenz zwischen beiden Ranken. —

Ich gehe nun zur Besprechung der Bedingungen über, die nothwendig sind, um eine Einrollung herbeizuführen. Leicht nachweisen lässt sich, dass der Zug, der vom rankentragenden Spross auf den freien Theil der mit der Spitze an der Stütze befestigten Ranke ausgeübt wird, nicht eine Bedingung für die Einrollung ist, dass also die Ansicht von Mac Dougal nicht richtig ist.

Erstlich nämlich findet die Einrollung auch an solchen Ranken statt, die einer solchen Zugwirkung überhaupt nicht unterliegen; und zwar erfolgt sie an solchen mit gleicher Schnelligkeit, wie an denen, auf die der Spross einen Zug ausübt. Man kann sich davon durch Experimente wie auch durch Beobachtung von Rankenpflanzen in der Natur sehr leicht überzeugen; durchs Experiment in zweierlei Weise: 1. Man lässt eine wohlausgebildete Ranke mittlerer Länge sich in einem (windgeschützten) Gewächshaus um eine Stütze wickeln, indem man durch Erschütterung der Stütze oder in anderer Weise für dauernden Contact sorgt, und nähert die an einem Stativ angebrachte Stütze dem Spross, bis der freie Theil der Ranke einen Bogen bildet. Die Näherung muss soweit erfolgen, dass der Spross bei seinen Nutationen niemals im Stande ist, einen Zug auf die Ranke auszuüben. Die Einrollung beginnt dann, günstige Temperaturen vorausgesetzt, bei *Sicyos* nach 3—4 Stunden, wie bei anderen Ranken auch, bei *Passiflora gracilis* nach ½—1 Tag. Man kann auch den Versuch in der Weise ein-

richten, dass man die Stütze nicht dauernd erschüttert, sondern nur vorübergehend in grösseren Zeiträumen. Das genügt vollständig, um ein Abgleiten der Ranken von der Stütze zu verhindern. 2. Man lässt eine gerade in lebhafter Streckung befindliche Ranke sich um eine Stütze wickeln. Durch die basale Einrollung, die sich nach einiger Zeit einstellt, wird der Rankenspross fortwährend der Stütze mehr genähert. Bald wird sich auch die nächst jüngere Ranke um die Stütze wickeln. Da sie ihr Wachsthum zunächst fortsetzt, und da die ältere durch ihre schraubige Zusammenziehung den Spross immer mehr und mehr der Stütze nähert, so kommt es niemals dazu, dass der Spross, der ganz und gar an der älteren Ranke hängt, einen Zug auf die jüngere Ranke ausübt. Und doch beginnt die Ranke nach einiger Zeit, sich mit ihren basalen Theilen zusammenzurollen. Auch in der Natur verhalten sich viele Ranken ebenso: Nur bei sehr windigem Wetter zerren die Sprosse auch an diesen jüngeren Ranken, meist dagegen werden sie ganz und gar von den älteren, schon eingerollten oder in der Einrollung begriffenen getragen. Oft geschieht es in der Natur auch, dass eine junge, noch nach aufwärts gerichtete Ranke eine Stütze oberhalb des Sprosses erfasst, in der Richtung, nach der der Spross weiterwächst. Auch in diesem Falle ist vielfach von einem Zug gar keine Rede, bis die Einrollung beginnt.

Zweitens aber findet eine Einrollung nicht statt bei solchen Ranken, auf die man einen starken Zug ausübt, wenn man ihnen nicht eine Stütze giebt und sie damit durch Contact reizt. Am einwandfreiesten liessen sich solche Versuche mit den Ranken von *Cobaea* anstellen, deren zahlreiche Endzweige in kleine, starre und unempfindliche Krallen auslaufen. An 1—2 von diesen Krallen konnte ich ohne Schwierigkeiten einen dünnen Zwirnsfaden anhaken, den ich über Rollen leitete und mit kleinen Gewichten von 1—2 g versah. Mehr zu tragen waren die Krallen meist nicht im Stande, ohne den Zwirnsfaden loszulassen. Doch ist 1—2 g in Anbetracht der ausserordentlich geringen Dicke der Ranken schon ein recht grosses Gewicht. Die Sprosse wurden wieder wie auch sonst an Korkplatten befestigt, die an (von Stativen gehaltenen) Holzstäben angebracht waren. An solchen Ranken trat nun die Einrollung stets erst mit dem Alter nach einigen Tagen ein, nachdem schon längst gleichzeitig mit Stützen in Berührung gebrachte Ranken sich eingerollt hatten. Bei den Ranken anderer Pflanzen

musste ich mich in anderer Weise behelfen. Wie früher bei anderen Versuchen (vergl. 902, p. 589 ff.) brachte ich in der Nähe der Rankenspitze eine Bastschlinge aus einem 1—2 mm breiten Streifen Raphiabast an, an dem mittelst eines Fadens die Gewichte angehängt wurden. Um zunächst die Wirkung der Bastschlinge auf die Ranken kennen zu lernen, stellte ich zahlreiche Vorversuche an, in denen ich eine Bastschlinge ohne Gewicht in verschiedener Entfernung von der Rankenspitze bei Ranken von *Passiflora coerulea*, *P. gracilis*, *Sicyos angulata*, *Cobaea scandens* und *Actinostemma paniculatum* anbrachte. Die freien Enden der Schlinge wurden direct an der geknoteten Stelle abgeschnitten, nachdem die Schlinge recht fest, aber doch nicht so fest, dass die Ranke zerquetscht wurde, angezogen worden war. Die Ranken vollführten zunächst als Folge des Contactes an der Stelle, wo die Schlinge angelegt worden war, eine starke Contactkrümmung, die aber nach einiger Zeit meist wieder vollständig ausgeglichen wurde. Dann blieben sie meist 1—2 Tage gerade, worauf sie sich von dem Knoten aus allmählich basalwärts einzurollen begannen. Diese Einrollung fand fast stets früher statt, als die Alterseinrollung gleichalter Ranken, aber stets sehr viel später, als die Einrollung solcher gleichalten Ranken, die Stützen erfasst hatten. Auch bei *Actinostemma* und *Cobaea* fand eine Einrollung statt. Die Versuche sind nicht ganz eindeutig. Ich vermuthe aber, dass die Einrollung eine Folge des Contactes ist, der trotz der festen Schürzung des Knotens noch von der Bastschlinge ausgeht. So ist z. B. die Ranke noch nicht völlig ausgewachsen, es werden also möglicher Weise die unter dem Knoten gelegenen Rankentheile sich verschieben können, auch ist es denkbar, dass leise Erschütterungen der Ranken und Temperaturwechsel eine Gelegenheit zu Contact geben. In dieser Ansicht werde ich bestärkt durch die Erfahrung, dass die Einrollung umso später eintritt, je weiter nach der Spitze hin der Knoten angebracht wird. Ganz vorn, an der äussersten Spitze, ist die Wirkung des Knotens am geringsten. Freilich wäre es aber auch denkbar, dass der Druck, der von dem Knoten auf den Rankenkörper ausgeübt wird, in irgend einer Weise zu der Einrollung die Veranlassung geben könnte. Doch werde ich darauf erst später weiter eingehen.

Bei den Zugversuchen ergaben jedenfalls die Bastschlingen durchaus klare Resultate. Falls wirklich der Zug eine Bedingung des Zustandekommens der schraubigen Zusammenziehung wäre, so

sollte man erwarten, dass diejenigen Ranken, die mit Bastschlinge und Gewicht versehen sind, sich eher einkrümmen, als die Ranken mit Bastschlinge ohne Gewicht, also etwa so schnell wie die Ranken, die sich um Stützen gerollt haben. Das ist nun durchaus nicht der Fall. Ich habe an zahlreiche Ranken von *Passiflora coerulea, P. gracilis, Sicyos angulata, Cobaea scandens* ein Gewicht von 1 bis zu 10 g gehängt, ohne eine solche Beschleunigung der Einrollung durch den continuirlichen Zug wahrnehmen zu können. Die Bastschlinge wurde in allen diesen Versuchen stets möglichst nahe der Spitze angebracht, bei *Cobaea* direct unterhalb der Gabelungsstellen der Rankenäste.

Schliesslich habe ich noch eine weitere Methode angewendet: Ich habe an Rankensprossen, an denen ich zuvor eine Ranke hatte eine Stütze erfassen lassen, einen über eine Rolle geleiteten Faden mit Gewicht angebracht und auf diese Weise die Ranke dauernd gespannt. Auch in diesen Versuchen war eine Beschleunigung der Einrollung nicht wahrnehmbar. Freilich kann man gegen diese letzten Versuche einwenden, dass die Einrollung vielleicht überhaupt nicht schneller erfolgen kann, als sie abläuft, wenn die Spitze der Ranke eine Stütze erfasst hat.

Ich meine, aus allen den mitgetheilten Beobachtungen und Versuchen lässt sich ersehen, dass ein continuirlicher Zug, wenigstens bei den von mir untersuchten Rankenpflanzen, nicht die Bedingung ist, durch die die schraubige Zusammenziehung der freien Rankentheile hervorgerufen wird.

Ja, ich glaube, man müsste viel eher die Frage erörtern, ob nicht die Biegung, die die freien Rankentheile erfahren, diese Einrollung bedingen könnte. Doch lässt sich leicht zeigen, dass auch diese Biegung keine wesentliche Bedingung sein kann. Ich habe wieder an einer Reihe von Ranken (*Passiflora coerulea, P. gracilis*) in der Nähe der Spitze eine Bastschlinge angebracht und dann das andere Ende des Bastfadens so an dem Rankenspross unterhalb der Rankenbasis befestigt, dass die Ranke einen engeren oder weiteren Bogen bildete. Die Einrollung trat aber nicht eher ein als an anderen Ranken, an denen eine gewöhnliche Bastschlinge angeknüpft war, d. h. später als an solchen Ranken, die eine Stütze erfasst hatten. Diese Versuche liessen sich aber auch noch in exacterer Form ausführen. Auf zwei Objectträger wurde mittels eines entsprechend zugeschnittenen Papprahmens je eine etwa 2 mm dicke Schicht 10proc. Gelatine aufgegossen und,

nachdem die Gelatine erstarrt war, der Rahmen entfernt. Zwischen diese Gelatineplatten wurde die Rankenspitze auf 1—2 cm eingeklemmt und dann wurden die Platten soweit dem Rankenspross genähert, dass der basale Rankentheil einen mehr oder weniger grossen Bogen bildete: eine Einrollung trat auch in diesen Versuchen nicht ein, wenigstens nicht eher, als bis die Alterseinrollung erfolgte. — Ausserdem aber tritt die schraubige Zusammenziehung auch bei denjenigen Ranken ein, die sich mit ihrer Spitze so um eine Stütze gewickelt haben, dass der basale Theil nicht abgebogen wird, sondern mehr oder weniger straff gespannt ist.

Man sieht also, dass weder continuirlicher Zug noch auch continuirliche Abbiegung des basalen Rankentheiles die wesentliche Bedingung der spiraligen Einrollung sein kann. Leicht vermag man sich auch davon zu überzeugen, dass auch discontinuirlicher Zug und damit abwechselnde Biegungen nicht die Hauptbedingung darstellen. Man kann nämlich in der Natur oft genug beobachten, dass die Ranken, die eine Stütze erfasst haben, auch dann sich spiralig zusammenziehen, wenn an ihnen von einem solchen discontinuirlichen Zug garnicht die Rede sein kann, z. B. bei wenig bewegter Luft, wenn die Sprosse an älteren Ranken hängen. Besondere Versuche habe ich darüber deshalb nicht weiter angestellt.

Eine ganz andere Frage ist es natürlich, ob nicht continuirlicher Zug, oder Abbiegung, oder auch discontinuirlicher Zug die Einrollung begünstigen; doch ist das eine Frage, die sich experimentell kaum wird exact entscheiden lassen.

Ich glaube also, es bleibt nichts anderes übrig, als anzunehmen, dass die Einrollung der Rankenbasis in irgend einer Beziehung zu der Stützenumwickelung steht. Dafür spricht auch schon die Thatsache, dass die Einrollung stets an den der Stütze zunächst gelegenen Rankentheilen beginnt. Bei der Stützenumwickelung sind aber wiederum eine ganze Anzahl Factoren auseinanderzuhalten: vor allem erstens der Druck, der von der Ranke auf die Stütze — und umgekehrt — ausgeübt wird, und zweitens der durch die Stütze gegebene Contact, der entweder direct oder auch indirect durch Auslösung einer Umstimmung im basalen Rankentheil, durch Aufzwingung einer dauernden Krümmung auf die um die Stütze gewickelte Strecke oder auch in anderer Weise wirksam sein könnte. Eine exacte Feststellung der Hauptbedingung für die Zusammenziehung des basalen Rankentheiles wird vorläufig sehr schwierig sein.

Grosse Schwierigkeiten bereitet schon die Entscheidung der Frage, ob der Einfluss der Stütze eine Umstimmung des basalen Theiles veranlasst oder ob er eine etwa der Contactkrümmung ähnliche Reaction auslöst. Man könnte daran denken, allseits haptotropische Ranken mit ihren verschiedenen Seiten Stützen erfassen zu lassen und zu sehen, nach welcher Seite sich der basale Theil jedesmal einrollt, wie es schon Leclerc du Sablon gethan hat. Aus der Beobachtung, die er von *Vitis* anführt, dass die Einrollung stets nach ein- und derselben Seite erfolgte, und zwar nach derselben, nach der auch die Alterseinrollung stattfand, darf aber nicht, wie es von ihm geschieht, auf eine Umstimmung geschlossen werden, denn auch die allseits haptotropen Ranken sind stets etwas physiologisch dorsiventral, und es wäre denkbar, dass auch ein fortgeleiteter Contactreiz die Einrollung eben immer nach der reactionstüchtigsten Seite hervorriefe. Andererseits darf aber auch nicht bei denjenigen Ranken, die keine Einrollung im Alter ausführen, sondern nur, wenn sie eine Stütze erfasst haben, daraus auf eine der Contactreizung entsprechende Reaction geschlossen werden, denn es wäre ja möglich, dass diese Ranken die Fähigkeit verloren haben, ohne Erfassung der Stütze im Alter die zur Einrollung führende Umstimmung zu vollziehen. Entscheidend könnten nur solche Versuche sein, bei denen die schraubige Zusammenziehung stets nach derselben Seite hin erfolgt, wie die Contactkrümmung. Solche Versuche sind mir thatsächlich bei einer Pflanze mit allseits haptotropen Ranken gelungen, nämlich mit *Actinostemma paniculatum*, deren Ranken die Einrollung nur dann ausführen, wenn sie eine Stütze gefunden haben. Die Einrollung erfolgte hier stets nach derselben Seite wie die Contactkrümmung, mochte ich nun die letztere am Hauptast senkrecht zur Verzweigungsrichtung der Gabeläste oder parallel dazu herbeigeführt haben, oder mochte ich nur einem der Gabeläste Gelegenheit gegeben haben, sich um die Stütze zu wickeln. Zu allen diesen Versuchen verwendete ich wieder gedrehte Holzstäbe. Diejenige Seite des basalen Rankentheiles, die der Oberseite an der haptotropisch gekrümmten Zone entsprach, wurde durch einen Tuschestrich markirt: sie bildete nach der Einrollung fast stets die Oberseite der Schraube. Aehnliche Versuche, wenn auch nicht mit ganz einwandfreien Erfolgen, habe ich auch mit *Cissus discolor* angestellt, wohingegen bei *Cobaea scandens* stets die physiologische Oberseite zur Oberseite der Schraube wurde.

Die Versuche an *Actinostemma* (und *Cissus*) machen es also sehr wahrscheinlich, dass der Einfluss der Stütze nicht eine Umstimmung bewirkt, sondern dass von der Stütze auch im basalen Theil eine der haptotropischen analoge Reaction ausgelöst wird, deren Richtung durch einen einseitig angreifenden Impuls bedingt wird. Da auch bei allen anderen Ranken die Einrollung nach der Ergreifung einer Stütze von dieser aus beginnt, während die Alterseinrollung in den basalen Theilen anfängt, so scheint mir diese Annahme für alle Ranken die wahrscheinlichste zu sein. Jedoch wird man bei fast sämmtlichen Ranken damit rechnen müssen, dass die schraubige Einrollung eine combinirte Bewegung ist, theils durch einen von der Stütze ausgehenden Impuls, theils aber auch durch die Altersumstimmung hervorgerufen. Beruht die Einrollung aber z.Th. auf einem einseitig angreifenden Impuls, so haben wir bei den Ranken einen neuen Fall einer über grössere Strecken erfolgenden Leitung eines tropistischen Reizes, etwa der des heliotropischen Reizes bei vielen Pflanzen vergleichbar.

Welcher Art ist nun aber der Impuls, der von der Stütze ausgeht?

Am wenigsten wahrscheinlich ist es mir, dass der Druck, der von der Stütze auf die um sie gewickelten Rankentheile ausgeübt wird, eine grosse Bedeutung für die Einrollung besitzt. Ich habe früher im Anschluss an Beobachtungen von Darwin gezeigt, dass an windigen Tagen ein Fortkriechen der Ranken auf den Stützen stattfindet, um die sie sich gewickelt haben (902, p. 606 ff.). Meinen damaligen Angaben will ich hier zunächst noch einige Bemerkungen hinzufügen, da sie wegen der angestrebten Kürze im Ausdruck leider nicht klar genug waren, um nicht bei Fernerstehenden die Möglichkeit von Missverständnissen hervorrufen zu können. Das Wesen des Fortkriechens besteht darin, dass Rankenstrecken, die unterhalb der Stütze, also zwischen ihr und dem Rankenspross, gelegen sind, nachträglich, durch eine Verschiebung der bereits gebildeten Windungen auf der Stütze, ebenfalls auf diese Stütze geschoben werden. Die Versuche wurden in der Weise angestellt, dass ich die äusserste Spitze der Ranken sich um gedrehte Holzstäbe wickeln liess, sodass gerade eine Windung gebildet werden konnte. Ich beobachtete dann, dass bei entsprechender Aufhängung der Stützen noch 12—15 mm — nicht wie es 902, p. 606 in Folge eines Druckfehlers leider heisst: 12—15 cm — lange Strecken unterhalb der Stütze nachträglich auf sie geschoben

wurden. Selbstverständlich wurde bei diesen Versuchen dafür gesorgt, dass sich die Stützen nicht um sich selbst drehen konnten. Die Verschiebung der Windungen auf der Stütze konnte durch entsprechende Marken leicht festgestellt werden. Aus dieser Verschiebung ist nun zu entnehmen, dass die Windungen keinen dauernden Druck auf die Stützen — und umgekehrt — ausüben können. Denn, wie ich schon früher betonte, Hauptbedingung für eine solche Verschiebung ist, dass die zuerst gebildete Windung, die der Stütze zunächst fest anlag, wieder gelockert wird. Da nun das Fortkriechen auf der Stütze annähernd so lange fortdauert, bis die schraubige Einrollung der basalen Rankentheile beginnt, so kann während dieser ganzen Zeit ein namhafter Druck nicht bestanden haben. Zudem ist eine Reihe von Versuchen, in denen ich 7—8 Stunden lang einen 1—2 mm dicken Wasserstrahl mit ziemlich erheblichem Druck auf die Unterseite der Ranken von *Sicyos angulata* strömen liess, die die Einrollung sonst schon nach 3—4 Stunden auszuführen beginnen, gänzlich negativ geblieben: Die Ranken waren am Ende der Versuche noch so gerade wie zuvor. Die Rankenspitzen wurden in diesen und den weiteren Versuchen zwischen zwei mit Gelatine überzogene Objectträger mit Klemmschrauben eingespannt. Controllversuche lehrten, dass dadurch allein, d. h. also durch allseitig gleichen Druck die Einrollung nicht herbeigeführt wird. Freilich muss ich hervorheben, dass auch ein anderer Versuch negativ ausgefallen ist, bei dem ich auf eine *Sicyos*-Ranke 5 Stunden lang einen Wasserstrahl lenkte, in dem Thon aufgeschlemmt war[1]). Negativ ausgefallen ist auch ein weiterer Versuch, in dem ich an einer mit der Spitze in Gelatine festgelegten Ranke 5 Stunden lang von 10 zu 10 Minuten an einer localen Strecke einen Contact durch Hin- und Herreiben mit einem Pinsel ertheilte. Die betreffende Strecke krümmte sich zunächst sehr stark ein, um sich dann ganz allmählich, vermuthlich in Folge einer Reizgewöhnung, die ja Pfeffer schon festgestellt hatte, wieder gerade zu strecken. So wahrscheinlich es auch von vornherein ist, dass es der Contactreiz selbst ist, der die basale Einrollung z. Th. wenigstens hervorruft, so wenig ist es mir doch bisher gelungen, dies exact zu erweisen. Ich vermuthe, dass der Contact, den ich in meinen Versuchen gegeben habe, viel zu stark gewesen ist. Bei künftigen Untersuchungen wird man mit

1) Nachträgliche Untersuchung zeigte freilich, dass die Ranke durch die dauernde Reibung mit dem Thon verletzt worden war.

ganz leisen Contacten zu arbeiten haben. Auch glaube ich, dass eine Discontinuität des Contactes und eine wechselnde Intensität desselben von grosser Bedeutung sein werden. Jedenfalls hat man mit der Thatsache zu rechnen, dass die Einrollung auch im Gewächshaus eintritt, wo bei ganz unbewegter Luft kaum Gelegenheit zu irgendwie namhaftem Contact gegeben ist. Der geringe Contact, wie er dort geboten wird, muss auch genügen, um die Ranke daran zu verhindern, dass sie die einmal umwickelte Stütze wieder los lässt. Uebrigens ist auch bei denjenigen Ranken, die sich nur mit Haftscheiben festmachen, ein Contact vorhanden, von dem die basale Einrollung ausgehen könnte.

Ob schliesslich die durch den Contact der Ranke aufgezwungene Einkrümmung von irgend welcher Bedeutung für die basale Einrollung ist, das zu entscheiden, sehe ich vorläufig keine Möglichkeit. Denn das Bestreben nach Einkrümmung macht sich ja auch dann geltend, wenn man die Ranke daran hindert, die Bewegung wirklich auszuführen (vergl. dazu Fitting 902, p. 588 ff.).

Zu untersuchen bleibt auch, ob nicht die Einrollung vielleicht durch eine Combination von Druck und Contact ausgelöst wird.

Abschnitt IV.
Discussion der bisher mitgetheilten Thatsachen.

Zu den wichtigsten Ergebnissen der pflanzenphysiologischen Forschungen in den letzten Jahrzehnten gehört die Erkenntniss, dass der pflanzliche Organismus ebenso wie der thierische eine geschlossene physiologische Einheit bildet, und dass alle seine Organe und die Theile derselben in den mannigfaltigsten Wechselbeziehungen zu einander stehen. Ebenso verschieden wie die Arten, in denen sich diese Beziehungen äussern, sind die Mittel und Wege, durch die sie unterhalten werden. Ein ganz besonderes Interesse haben von jeher jene Aeusserungen dieser Beziehungen hervorgerufen, die man, ihrem Charakter als Auslösungsreactionen entsprechend, zu den Reizreactionen rechnet. Sie werden meist, aber nicht immer, durch Vorgänge vermittelt, die mit einem allgemeinen Ausdruck als „Reizleitungen“ bezeichnet werden. Die Geschwindigkeit, mit der solche Reizleitungen über grössere Strecken erfolgen, ist nun, wie die Erfahrungen gelehrt haben, bei den Pflanzen im allgemeinen recht gering; nur zwei Fälle — *Mimosa* und *Biophytum* — sind bisher bekannt geworden, wo die Leitung, wie gesagt, über grössere Strecken, recht schnell stattfindet. Der

eine dieser beiden Fälle *(Mimosa)* hat deshalb seit langem die Pflanzenphysiologen in hervorragendem Maasse beschäftigt. Unter diesen Umständen ist, glaube ich, die Auffindung einer ganzen Reihe neuer Fälle von Reizleitungen, die bei Pflanzen aus ganz verschiedenen Familien in auffallend schneller Weise erfolgen, von Interesse.

Ich habe gezeigt, dass die Ranken der verschiedensten *Passiflora*-Arten ganz kurze Zeit, nachdem ich sie an ihrer Basis oder an einer sonstigen Stelle abgeschnitten hatte, nämlich schon nach 1—2 Minuten, eine schnell ablaufende Spitzeneinrollung ausführen. Diese Einrollung beruht nicht auf einer Welkung der Ranken, sondern kommt, wie meine Messungen und meine sonstigen Beobachtungen gelehrt haben, ebenso wie die Contactkrümmungen, durch ein transitorisch beschleunigtes, von der Convexseite nach der Concavseite abnehmendes Wachsthum zu Stande. Sie ist also augenscheinlich eine Reizreaction, die in irgend einer Weise mit der Durchschneidung des Rankenkörpers in Beziehung steht. Eine ähnlich schnell erfolgende Einkrümmung, die ebenfalls auf einem Wachsthum beruhen dürfte, kommt bei den Ranken des zu den Cucurbitaceen gehörigen *Actinostemma paniculatum* und in mannigfachen Variationen, wie ich gezeigt habe, bei den Ranken von fast sämmtlichen anderen Gattungen vor, die ich aus dieser Familie untersuchen konnte. Eine entsprechende Reaction, etwas langsamer eintretend, findet sich weiter bei einer Papilionacee, *Lathyrus latifolius*, bei einer Vitacee, *Vitis vinifera*, und, allerdings nur in geringem Maasse, bei einer Polemoniacee, *Cobaea scandens*, ja sie dürfte sich vielleicht auch bei anderen Ranken noch nachweisen lassen, wenn man sie nur in recht günstigen Bedingungen untersuchte.

Diese Reaction bleibt in allen diesen Fällen auf die haptotropisch empfindliche Rankenzone beschränkt und besteht entweder in einer Spitzeneinrollung oder aber in einer mehr localen, der Wundstelle benachbarten Einkrümmung. Sie erfolgt bei den Passifloren, bei *Actinostemma paniculatum*, *Lathyrus latifolius* und bei manchen Ranken von *Vitis vinifera* auch dann, wenn man die nicht haptotropisch empfindliche Rankenbasis durchschneidet. Daraus allein schon, wie auch aus den anderen p. 433 ff. angeführten Gründen ist zu ersehen, dass sie mit einer Contactkrümmung nichts zu thun hat. Ich sagte schon, dass sie in irgend welchen Beziehungen zu der Durchschneidung des Rankenkörpers stehen muss.

Zunächst ist die Möglichkeit zu erwägen, ob der Anlass nicht vielleicht in der plötzlichen Störung der Zufuhr von Wasser in den Gefässen oder von plastischen Stoffen zu suchen sein dürfte. Sie von der Hand zu weisen, macht keine Mühe. Die Ranken, die mit einer sehr undurchlässigen Cuticula umgeben sind, transpiriren nicht so stark, dass sich sofort nach der Durchschneidung des Rankenkörpers eine Störung in der Wasserzufuhr bemerkbar machen könnte, und eine Zufuhr von plastischen Stoffen dürfte bei den fast ausgewachsenen Ranken, an denen die Reaction mit gleicher Schnelligkeit wie bei den jugendlichen eintritt, überhaupt kaum mehr in nennenswerther Weise stattfinden. Dazu kommt, dass die Einrollung auch dann eintritt, wenn man die Ranken ganz unter Wasser taucht und dann ebenfalls unter Wasser abschneidet. Die erwähnte Möglichkeit wird schliesslich durch den Nachweis ganz ausgeschlossen, dass abgeschnittene und mit der Schnittfläche in Wasser gesteckte Ranken, nachdem die erste Einrollung wieder ausgeglichen ist, sich von neuem einrollen, wenn man in einiger Entfernung von der ersten Schnittwunde die Rankenbasis abermals durchschneidet. Kaum verständlich wäre auch bei jener Annahme die Thatsache, dass eine abgeschnittene Ranke, die soeben eine Spitzeneinrollung als Folge der Durchschneidung ausgeführt hat, diese Reaction verstärkt, wenn man nochmals ein basales Stück abschneidet. Zu bedenken bleibt schliesslich, dass die Einrollung auch dann schon erfolgt, wenn man mit einer feinen Nadel durch die intacte Ranke hindurchsticht, wodurch eine wesentliche Veränderung der Zufuhr von Wasser in den Gefässen oder von plastischen Stoffen kaum zu Stande kommen dürfte.

Unter diesen Umständen bleibt, glaube ich, nichts anderes übrig, als anzunehmen, dass die besprochene Reaction durch eine Reizleitung zu Stande kommt, wenn man diesen Begriff in seiner weitesten, in der Pflanzenphysiologie heute allgemein gebräuchlichen Fassung verwendet. Ich will zunächst einige Angaben über die Geschwindigkeit machen, mit der sie erfolgt. Ich habe darauf hingewiesen, dass unter günstigen Temperaturverhältnissen nach der Durchschneidung der Ranke bei *Passiflora coerulea* und bei *Actinostemma paniculatum* bis zum sichtbaren Beginn der Reaction oft nur $1\frac{1}{2}$ Minuten verstreichen. Die Reizleitung, von der Rankenbasis bis zu der sich einkrümmenden Spitze, über eine Strecke, deren Länge oft 15 und mehr Centimeter beträgt, kann also höchstens diese Zeit in Anspruch ge-

nommen haben. Das würde einer Geschwindigkeit von 1,7—2 mm pro Secunde entsprechen. Aller Voraussicht nach aber erfolgt die Uebermittelung des Impulses bei diesen Ranken noch weit schneller, da nach Ablauf des Leitungsvorganges wohl sicher noch eine gewisse Latenzzeit verstreichen muss, bis die Reaction beginnt. Für eine viel grössere Geschwindigkeit, als meine Zahlen angeben, sprechen auch die Erfolge, die man bei Anwendung der bekannten Helmholtz'schen Methode zur Bestimmung der Reizleitungsgeschwindigkeit erhält. Freilich darf man von vornherein nicht erwarten, dass man, etwa ähnlich wie bei dem verhältnissmässig sehr gleichmässig und prompt reagirenden Nervenmuskelpräparat, exacte Zahlen erhält. Denn es fehlt an einem genauen Anhaltspunkt zur Bestimmung des ersten Reactionsbeginns, ausserdem aber könnte es sehr wohl sein, dass eine Ranke, die schon einmal an der Basis durchschnitten ist, bei nachfolgender Durchschneidung in der Nähe der Rankenspitze eine grössere Latenzzeit besitzt als zuvor. Ich habe nun eine ganze Reihe Ranken sowohl von *Passiflora* wie auch von *Actinostemma*, die ich theils an der Basis, theils nahe der Spitze (innerhalb der haptotropisch empfindlichen Zone) abgeschnitten hatte, miteinander hinsichtlich der Zeit ihres Reactionsbeginns verglichen, ohne im allgemeinen einen wesentlichen Unterschied beobachten zu können. Natürlich wurde in allen Versuchen nur die Reizleitung in ein- und derselben Richtung, nämlich nach der Spitze hin, berücksichtigt. Die abgeschnittenen Spitzen liess ich in Krystallisirschalen fallen, die mit Wasser von Lufttemperatur gefüllt waren. Weiter habe ich dann einige Versuche mit *Passiflora coerulea* in der Art angestellt, dass ich kräftige Ranken an der Basis abschnitt, sie mit der Schnittfläche in Wasser stellte und den Zeitraum (z) zwischen Durchschneidung und erstem sichtbaren Reactionsbeginn notirte, darauf, nachdem die Einrollung wieder zurückgegangen war, 100 mm weiter oben nochmals durchschnitt, die Spitze in Wasser fallen liess, und wiederum den entsprechenden Zeitraum (z_1) feststellte. Die Reizleitungsgeschwindigkeit war dann durch die Formel $\frac{100}{z-z_1}$ gegeben. Ich begnüge mich mit der Wiedergabe von zwei Beispielen. Es wurde bei 28° Lufttemperatur für eine 15 cm lange Ranke gefunden $z = 120$ Sec., $z_1 = 110$ Sec. Daraus würde sich als Reizleitungsgeschwindigkeit ergeben 10 mm pro Secunde. In einem zweiten Falle wurde bei 28° gefunden für eine 13,5 cm lange Ranke

$z = 65$ Sec., $z_1 = 60$ Sec. Daraus folgt als Leitungsgeschwindigkeit 20 mm pro Secunde. Aehnliche Ergebnisse habe ich auch mit anderen Ranken erzielt. Wie schon gesagt, sind die Zahlen nicht der Art, dass sie ein exactes Maass für die Leitungsgeschwindigkeit geben können. So viel ist aber aus allen meinen Versuchen zu ersehen, dass die Zeit der Leitung kaum neben der Latenzzeit ins Gewicht fällt, mit anderen Worten, dass der grösste Theil der Zeit, die zwischen der Durchschneidung der Ranke und dem Reactionsbeginn verstreicht, als „Latenzzeit"[1]) zu betrachten ist. Daraus folgt aber, dass meine früher aus dieser Zeit berechnete Leitungsgeschwindigkeit viel zu gering ist. Bei den Ranken von *Lathyrus latifolius* und *Vitis vinifera* dauert es, wie ich gezeigt habe, wesentlich längere Zeit, bis nach der Durchschneidung die Reaction beginnt. Doch ist dies auch bei diesen Ranken weniger die Folge einer langsamer ablaufenden Reizleitung, als des Unvermögens, früher zu reagiren, wie ich aus Versuchen glaube entnehmen zu dürfen, die den eben mit *Passiflora* angestellten durchaus entsprechen. Auffallend und in gewissem Sinne auch in Uebereinstimmung mit den Ergebnissen der eben angestellten Ueberlegungen ist auch die Thatsache, dass bei allen Ranken, die ich untersuchen konnte, der Reactionsbeginn und der Ablauf der „Verwundungskrümmungen", von kleinen Abweichungen abgesehen, nahezu mit dem Beginn und dem Ablauf der Contactkrümmungen zeitlich zusammenfällt.

Begreiflicher Weise wurde meine Aufmerksamkeit besonders durch die Frage gefesselt, wie diese für Pflanzen über grössere Strecken so ungewöhnlich schnelle Reizleitung zu Stande kommt. Namentlich an den Ranken von *Passiflora coerulea* habe ich eine ganze Reihe von Versuchen zur Lösung derselben angestellt. Sie sind zwar, wie ich schon Eingangs dieser Arbeit erwähnt habe, in Folge mancher Schwierigkeiten der Untersuchungen, da nur sehr warme Tage verwendet werden konnten und in Folge des Materialmangels, der sich bei dem grossen Verbrauch von Ranken schliesslich einstellte, nicht so weit durchgeführt worden, wie es meine Fragestellungen hätten wünschenswerth erscheinen lassen, sind aber doch derartig ausgefallen, dass sie, glaube ich, bei einer eingehenden Discussion, der ich mich nun zuwenden will, eine Einengung des Problems bis zu einem gewissen Maasse gestatten. Ich hoffe später

1) Wenn man hier als „Latenzzeit" die Zeit bezeichnet, die nach der Uebermittelung des Impulses bis zum Beginne der sichtbaren Reaction verstreicht.

Gelegenheit zu finden, in anderem Zusammenhange eine weitere Vervollständigung meiner Beobachtungen geben zu können.

Am wichtigsten ist zunächst naturgemässer Weise die Frage, ob lebende Zellen in irgend einer Weise an der Leitung betheiligt sind oder nicht. Wenn man zunächst einmal von den lebenden Zellen absieht, so kommen, so weit ich die Sachlage zu überblicken vermag, nur in Betracht Druckschwankungen der Luft in den Intercellularen oder Druckschwankungen irgend welcher Art in den Gefässen oder in den Zellmembranen. Druckschwankungen der Luft in den Intercellularen können die Reactionen nicht hervorrufen. Vielerlei spricht dagegen, nichts aber dafür, dass solche Druckschwankungen thatsächlich vorkommen. Erstens nämlich sind die Ranken von *Passiflora* — und ebenso die Ranken der anderen Rankenpflanzen — mit wohlausgebildeten, unter günstigen Bedingungen geöffneten Spaltöffnungen versehen, die eine wesentliche Druckdifferenz zwischen der Luft in den Intercellularen und der Aussenluft kaum aufkommen lassen können. Sollte aber gleichwohl eine solche bestehen, so könnte der Druck entweder höher oder geringer sein als der Druck der Aussenluft. Wäre er höher, würde also durch eine Drucksenkung die Reaction veranlasst, so müsste man erwarten, beim Durchschneiden der Ranken oder beim Durchstechen mit einer Nadel unter Wasser eine Luftblase aus der Schnittfläche hervordringen zu sehen; eine solche ist aber selbst mit einer Lupe nicht wahrnehmbar. Wäre der Druck geringer als in der Aussenluft, so könnte die Einkrümmung nur dadurch zu Stande kommen, dass die Aussenluft durch die Schnittfläche in die Intercellularen eindringt. Dies ist aber beim Abschneiden unter Quecksilber unmöglich, auch lehrt die mikroskopische Untersuchung der Schnittfläche, dass kein Quecksilber in die Intercellularen oder in die Gefässe eingepresst wird. Und doch erfolgt die Reaction mit gleicher Intensität! Aber noch weitere Argumente sprechen durchaus gegen die Bedeutung der Druckschwankungen in den Intercellularen. Die Reaction tritt nicht ein, wenn man die Epidermis und Schichten der Rinde abträgt, wodurch aber doch zahlreiche Intercellularen geöffnet werden. Zudem einen Grund anzunehmen, dass die Intercellularen des Centralcylinders mit denen der Rinde nicht communiciren, haben wir durchaus nicht. Aber selbst wenn eine solche Communication nicht bestehen sollte, so muss doch eine solche der Intercellularen des Centralcylinders selbst angenommen werden und es bleibt ganz unverständlich,

warum nach einer ersten Durchschneidung eine zweite solche die Einkrümmung zu verstärken vermag oder warum nach dem Ausgleich einer solchen Reaction durch eine neue Schnittwunde eine zweite Reaction eingeleitet wird. Denn eine Verstopfung der Intercellularen an der ersten Schnittwunde hat, wie genaue mikroskopische Untersuchung lehrt, nicht stattgefunden. Aus allen diesen Gründen erscheint es mir so gut wie gewiss, dass die Druckschwankungen der Luft in den Intercellularen nicht der Anlass der Spitzeneinrollung sein können.

Aus den im Vorstehenden mitgetheilten Versuchen geht aber durch analoge Erwägungen hervor, dass ebensowenig eine Druckschwankung der Luft in den Gefässen von Bedeutung sein kann. Eine solche Schwankung wäre schon denkbar, denn wir wissen, dass die Gefässe oft mit Wasser und verdünnter Luft, der bekannten „Luftwasserkette", gefüllt sind.

Es war nun weiter zu erwägen, ob nicht eine Wasserbewegung in den Gefässen oder in den Zellmembranen den Anlass zu der Spitzeneinrollung der Ranken geben kann. Auch diese Annahme zurückzuweisen, hält nicht schwer. Die Gefässe sind auch in den Ranken, wie mikroskopische Untersuchung lehrt, communicirende Elemente, in denen also ein Wasserüberdruck in dem Moment der Verletzung plötzlich oder allmählich ausgeglichen werden müsste. Es ist also schwer verständlich, wie durch einen zweiten Schnitt, wie er in den erwähnten Versuchen eine neue Reaction veranlasste, eine nochmalige Wasserbewegung in den Gefässen zu Stande kommen sollte. In jenen Versuchen, wo eine neue Reaction nach Ausgleichung der ersten erzielt werden konnte, war von einer inzwischen eingetretenen Verstopfung der Gefässe nichts wahrzunehmen, wie übrigens auch schon daraus hervorgeht, dass es mir gelang, an Ranken, die schon längere Zeit (2—3 Stunden) abgeschnitten in Wasser gestanden hatten, 3 %, mit Eosin gefärbte Gelatine wenigstens ein kleines Stück weit in die Gefässe eindringen zu lassen. Diese und andere Erwägungen lassen es also zum mindesten als höchst unwahrscheinlich erscheinen, dass eine Wasserbewegung in den Gefässen der Anlass für die Spitzeneinrollung ist.

Aber auch eine Wasserbewegung in den Zellmembranen ist nicht geeignet, die Reactionen befriedigend zu erklären. Zunächst haben wir nach allem, was wir von der Wasservertheilung in der Pflanze wissen, gar keinen Anhaltspunkt dafür, dass in den Zellmembranen der Pflanzen überhaupt ein Ueberdruck von Wasser

besteht, der sich beim Durchschneiden ausgleichen könnte. Dafür spricht auch bei den Ranken keine Beobachtung. Es lag der Gedanke nahe, Rankensprosse abzuschneiden, sie langsam welken zu lassen und die Ranken dann erst abzutrennen. Es gelang aber nur, solange an den Ranken sich noch keine Welkungserscheinungen geltend machten, durch Abschneiden die Spitzeneinrollung herbeizuführen. Durch Welken werden die Ranken sehr schnell reizstarr. Sollte nun doch bei den Ranken ein Ueberdruck von Wasser in den Zellmembranen vorhanden sein, so wäre nicht zu verstehen, warum dieser Ueberdruck nicht schon beim Anschneiden des Rindenparenchyms ausgeglichen wird. Denn nichts spricht dafür, dass die Zellmembranen des Centralcylinders nicht mit denen der Rinde so zusammenhängen, dass nicht ein Ausgleich eines Wasserüberdruckes auch durch die Membranen der Rinde stattfinden könnte. Für eine derartige Verbindung der Zellmembranen spricht auch der Umstand, dass an Strecken, an denen man die Rinde abgeschabt hat, in Kalisalpeterlösung eine Plasmolyse aller Zellen sehr schnell eintritt. Wenn man aber gleichwohl annehmen will, dass sich ein Wasserüberdruck in den Membranen des Centralcylinders nicht durch die Rinde ausgleichen kann, so müsste er doch durch die Membranen des Centralcylinders selbst ausgeglichen werden, nachdem man die Ranke einmal durchschnitten hat, wenigstens dann, wenn ich annehme, dass die Membranen dem Durchgang des Wassers einen kleinen Filtrationswiderstand entgegensetzen. Und nur mit einer solchen Annahme würde eine so schnelle Reizleitung über 10—15 cm lange Strecken verständlich werden. Leisten die Membranen aber einen kleinen Filtrationswiderstand, so ist wiederum nicht begreiflich, warum nach der Ausgleichung der ersten Spitzeneinrollung das Abschneiden eines basalen Rankenstückchens von 1 cm Länge nochmals eine neue Reaction auslöst.

Ich glaube, die bisherigen Erörterungen zeigen schon recht klar, dass die Spitzeneinrollung nicht durch solche Beziehungen ausgelöst werden kann, wie sie durch todte Elemente und die Intercellularen gegeben sind, und machen es schon im höchsten Maasse wahrscheinlich, dass lebende Elemente in irgend einer Weise an der Reizleitung betheiligt sind. Diese Vermuthung wird aber durch andere Versuche noch wesentlich gestützt, die zugleich weitere Belege gegen die bisher erörterten Möglichkeiten einschliessen, durch Versuche, die aber wegen ihrer rein negativen Ergebnisse nicht allein zur Stütze der Annahme angeführt werden durften, dass lebende Elemente dazu nöthig sind. Ich

habe nämlich gezeigt, dass durch abgetödtete Zonen ein Reiz nicht hinübergeleitet wird, mag die Abtödtung nun durch heisses Wasser, Wasserdampf oder Chloroformwasser erfolgen. Weiter habe ich gezeigt, dass durch solche Zonen, die zuvor plasmolysirt worden waren, der Reiz auch dann nicht hindurchgeleitet wird, wenn die betreffende Strecke in Wasser wieder völlig turgescent geworden ist. Diese Versuche lassen sich in Verbindung mit den bisherigen Ueberlegungen kaum anders erklären als mit der Annahme, dass lebende Elemente an der Reizleitung betheiligt sind.

Sehr grosse Schwierigkeiten bereitet es natürlich, das Problem noch weiter einzuengen und ein Bild davon zu gewinnen, in welcher Weise die lebenden Zellen die Reizleitung ausführen. Denn es sind da naturgemässer Weise zahllose Möglichkeiten vorhanden, die sich bei dem heutigen Stand unserer Kenntnisse vorläufig garnicht übersehen lassen. Doch möchte ich glauben, dass meine Versuche einige weitere Fingerzeige geben.

So viel ist zunächst ganz sicher, dass die Spitzeneinrollung nicht durch eine Verwundung der Zellen der Epidermis, des unter ihr liegenden Collenchyms und der Rinde ausgelöst wird, sondern nur durch eine Verletzung des Centralcylinders oder der zunächst an ihn angrenzenden Rindenschichten. Daraus ist aber zu ersehen, dass ein beliebiger Wundreiz schlechthin und seine Fortleitung die Reaction nicht hervorzurufen vermag. Nun wäre es freilich denkbar, dass im Centralcylinder lebende Zellen vorhanden wären, durch die ein Wundreiz schnell über grosse Strecken fortgeleitet werden könnte, etwa dadurch, dass sie eine langgestreckte Form besässen. Wahrscheinlich ist das aber nach unseren sonstigen Erfahrungen an Pflanzen gerade nicht. Zudem ist nicht recht zu verstehen, warum die Reaction bei einer Verletzung der Rinde nicht wenigstens verspätet eintritt, wenn wirklich der Wundreiz als solcher durch Fortleitung die Reaction auslöst. Gegen die Betheiligung des Wundreizes spricht aber auch noch anderes. Wenn man die Ranken in 15% Kalisalpeterlösung plasmolysirt, so tritt die Spitzeneinrollung ein. Plasmolysirt man dagegen die Ranken, wie ich es auf p. 445 beschrieben habe, langsam, so erfolgt eine solche Reaction nicht. Ohne weiteres ist zuzugeben, dass eine plötzliche Plasmolysirung anders wirkt wie eine langsame, immerhin würden aber wohl bei einer langsamen Plasmolyse ähnliche Störungen, z. B. Zerreissungen der Plasmodesmen und des Plasmaleibes, eintreten, wie sie sich bei einer Durchschneidung oder stärkeren

Biegung eines Zellkörpers zunächst, d. h. in der ersten Minute nach der Operation, auch als wesentliches Merkmal des Wundreizes geltend machen dürften. Sollten nun auch bei einer langsam, aber vollständig erfolgenden Plasmolyse nur wenige solche Zerreissungen eintreten, so würden sie doch, glaube ich, in einer Zone von 1 cm Länge den Zerreissungen wohl gleichkommen, die bei einem glatten Schnitt durch den Centralcylinder oder wenigstens durch einen Nadelstich in ihn eintreten. Gleichwohl aber unterbleibt die Einrollung. Freilich hat diese Argumentation nichts ganz Zwingendes, denn wir wissen eben nichts Sicheres darüber, ob die Zerreissung des Plasmas, die ein Schnitt mit sich bringt, die Hauptbedingung für den Wundreiz ist, so wahrscheinlich es auch sein dürfte.

Man wird nun überhaupt die Frage aufwerfen müssen: ist das Plasma an der so schnellen Reizleitung activ betheiligt? Dafür sprechen meine Versuche nicht gerade. Erstens nämlich findet eine Reizleitung auch durch solche Rankenzonen mit unverminderter Geschwindigkeit statt, die mit Chloroformdämpfen narcotisirt worden waren. Ich kann auf diese Versuche freilich keinen Werth legen, da ich keinen Anhaltspunkt dafür zu finden vermochte, ob die Narcose wirklich in allen Zellen eingetreten war. Aus diesem Grunde habe ich mich anderen Versuchen zugewendet, aus denen hervorgeht, dass auch in solchen Ranken, in denen eine 1—2 cm lange Zone 1—2 Stunden lang auf 0—2° C. abgekühlt wird, die Reizleitung mit der gleichen Schnelligkeit erfolgt wie in anderen Ranken. Nun ist es ja freilich richtig, dass nicht alle Lebensäusserungen durch eine Abkühlung bis auf 0° sistirt oder auch nur verlangsamt werden, immerhin aber ist es mir nicht wahrscheinlich, dass eine etwa bestehende active Thätigkeit des Plasmas bei der Reizleitung durch Kälte nicht zum mindesten herabgesetzt werden sollte. Der Annahme einer activen Betheiligung des Plasmas ist auch die für Pflanzen überaus grosse Geschwindigkeit der Reizleitung nicht gerade günstig. Freilich kennen wir ja eine Reihe von Fällen, wo eine sehr schnelle Transmission von Impulsen statthat, z. B. bei den Blättern von *Dionaea* und den Narbenlappen von *Mimulus* u. a., aber da handelt es sich überall nur um eine Leitung über kurze Strecken, auch ist es noch zweifelhaft, wie weit dabei das Plasma activ betheiligt ist.

Es fragt sich also, ob die Art der Reizleitung bei den Ranken nicht noch in ganz anderer Weise vor sich gehen könnte. In der That liegt noch eine Möglichkeit vor, die sich durch ganz andere

Ueberlegungen ergiebt. Könnten nicht im Centralcylinder lebende Zellenzüge vorhanden sein, die in anderer Weise als durch active Betheiligung des Plasmas eine schnelle Reizleitung gestatten? Wenn man Längs- und Querschnitte von *Passiflora*-Ranken unter dem Mikroskop betrachtet, so sieht man, dass die Markzellen, die in besonders gut ausgebildeten Ranken z. Th. zerrissen sind und einer Lakune Platz gemacht haben, nichts besonderes gegenüber den Rindenzellen bieten, und ähnliches ist, abgesehen von einer grösseren Länge, von den Parenchymzellen zu sagen, die die Siebtheile und die Gefässtheile der Bündel begleiten. Ausserdem befinden sich im Gefässtheil nur todte Gefässe und, wenigstens in noch nicht ausgewachsenen Ranken, auch noch nicht fertig ausgebildete lebende Gefässe, im Siebtheil nur Siebröhren mit Geleitzellen. Ein Cambium ist zunächst nicht deutlich ausgebildet. Man könnte also die Frage aufwerfen, ob nicht vielleicht die Siebröhren oder die jugendlichen, noch nicht völlig ausgebildeten Gefässe die Leitung des Reizes besorgen. In der That ist in diesen Zellenzügen eine bisher nicht berücksichtigte Möglichkeit geboten. Von den Siebröhren der Angiospermen wissen wir, dass sie im allgemeinen durch die Siebtüpfel miteinander in Zusammenhang stehen; dieser Zusammenhang scheint, wie es auch ganz neuerdings durch Untersuchungen von A. W. Hill (903, p. 265 ff.) wieder bestätigt worden ist, derartig zu sein, dass nicht jedes Siebröhrenglied für sich, sondern die ganze Siebröhrengliederreihe, die sich aus den aufeinander stossenden Siebröhrenzellen zusammensetzt, ein einziges, osmotisches System bildet. Dafür würde wenigstens durchaus die Thatsache sprechen, dass der Inhalt der Siebröhren bei Verwundungen leicht in Bewegung geräth. Man denke nur an den grossen Tropfen Siebröhrenschleimes, der aus den angeschnittenen Stengeln und Ranken vieler Cucurbitaceen hervorquillt, man denke weiter an die „Schlauchköpfe“, die, wie A. Fischer (885, p. 230 ff.) nachgewiesen hat, in der unverletzten Pflanze nicht vorkommen, sondern erst durch Verwundungen hervorgerufen werden und die ein deutlicher Ausdruck für die durch die Verwundung hervorgerufene Bewegung des Inhaltes sind. A. Fischer zeigte auch (885, p. 234 ff.), dass diese Bewegung des Inhaltes sich bei *Cucurbita* über ziemlich weite Strecken, über zwei Internodien, fortsetzen kann, da sich in ihnen überall Schlauchköpfe nachweisen lassen. Weiter zeigte A. Fischer (886, p. 294 ff.), dass die Siebröhren der meisten anderen Angiospermenpflanzen, die er untersuchte,

keinen gerinnbaren Saft, sondern eine klare, nicht gerinnbare Flüssigkeit enthalten, die von dem zarten Wandbeleg umschlossen wird. p. 297: „Beim Zerschneiden der lebenden Pflanze, welches eine partielle Entleerung der in starke Strömung versetzten Flüssigkeit zur Folge hat, bilden sich Schlauchköpfe." Abgesehen von den Siebröhren wäre aber auch an die jungen, noch lebenden Gefässe zu denken, die vielleicht durch eine frühzeitige Resorption der Querwände ebenfalls je ein einziges osmotisches System bilden. Hat doch kürzlich Irgang (902, p. 723 ff.) gezeigt, dass bei *Tropaeolum* die jungen, noch lebenden Gefässglieder prall mit Flüssigkeit erfüllt sind, die beim Anschneiden des Stengels hervorquillt. Er vermuthet, dass auch nicht direct angeschnittene Glieder durch Zerreissungen der Querwände in Mitleidenschaft gezogen werden können (p. 726). Freilich kämen bei den Ranken mehr die Siebröhren als die Gefässe in Betracht, da auch alte, fast ausgewachsene Ranken die Reaction noch sehr lebhaft ausführen, in denen ich lebende, noch nicht ausgebildete Gefässe nicht mehr erkennen konnte. Milchsaft-führende Elemente habe ich nicht finden können.

Mit der Annahme, dass die Siebröhren oder auch die jungen Gefässe die Reizleitung besorgen, würden die beobachteten Thatsachen ausgezeichnet in Einklang zu bringen sein. Wir hätten in diesen Zellen die Möglichkeit einer sehr schnellen Leitung ohne active Betheiligung des Plasmas. Die schnelle Leitung könnte vielmehr zu Stande kommen durch die Bewegungen des Inhaltes, die durch die Verwundung in den Zellen eintreten. Thatsächlich zeigte ich, dass aus der Schnittfläche der Ranken, falls nur der Centralcylinder verletzt wird, ein grosser Flüssigkeitstropfen hervorquillt. An den Ranken lässt sich seine Herkunft nicht ermitteln, an Sprossen aber kann man wenigstens so viel sehen, dass er nicht aus der äusseren Rinde und auch nicht aus dem Holz, sondern dass er aus denjenigen Theilen des Querschnittes herausdringt, die durch die Siebtheile, das Cambium und die jüngsten Gefässe gebildet werden. Auch habe ich gezeigt, dass diese Flüssigkeit aus Zellen hervorkommt, die auf weite Strecken irgendwie communiciren, denn man kann nach Abtupfen des Tropfens neue Flüssigkeit aus dem Querschnitt heraustreten sehen, wenn man in ziemlich weiter Entfernung von ihm mit den Fingern einen seitlichen Druck auf den Spross oder die Ranke ausübt. Gleichwohl kann diese Communication keine derartige sein, dass durch ein Anschneiden der

Zellen der ganze Ueberdruck in dem ganzen Zellsystem, in dem sich die Flüssigkeit befindet, auf weite Strecken aufgehoben wird. Denn wenn man oberhalb der ersten Schnittwunde in einiger Entfernung von ihr einen neuen Schnitt anbringt, so sieht man wiederum einen neuen Tropfen hervortreten, der aber längst nicht die Grösse besitzt wie der erste. Eine solche erschwerte Communication oder auch ein gewisser Filtrationswiderstand könnte nun, bei den Siebröhren gerade, durch die Art und die Gestaltung der Siebplatten gegeben sein. Die Siebröhren der *Passiflora*-Ranken sind so eng, dass ich von dem feineren Bau der Siebplatten noch keine Anschauung gewinnen konnte. Auch das Vorhandensein von Schlauchköpfen habe ich bisher nicht exact erweisen können.

Mit der Annahme, dass die Reizleitung bei den Ranken in den Siebröhren und zwar durch eine Senkung des osmotischen Druckes oder durch eine Alteration des Plasmakörpers auf weite Strecken durch die Bewegungen des Inhalts und die Bildung der Schlauchköpfe zu Stande kommt, würden nun meine Beobachtungen wesentlich im Einklange stehen: erstlich die Schnelligkeit der Reizleitung, zweitens die Verstärkung der Einkrümmung oder die Herbeiführung einer neuen Reaction[1]), wenn man oberhalb der ersten Schnittwunde einen neuen Schnitt anbringt, und drittens die Nothwendigkeit einer Verletzung des Centralcylinders zur Hervorrufung einer Reaction. Leicht erklärlich wäre es auch, dass bei Abtödtung in Chloroformwasser oder Wasserdampf die Reaction ausgelöst wird. Durch die Abtödtung wird natürlich eine ähnliche Bewegung des Siebröhrensaftes zu Stande kommen wie bei einer Verwundung. Ebenso wie durch Abtödtung würde aber auch durch plötzliche Plasmolyse eine schnelle Strömung des Siebröhreninhaltes oder eine plötzliche Druckschwankung desselben hervorgerufen werden können. Verständlich wäre es auch, warum langsame Plasmolyse die Reaction nicht auszulösen vermag: Durch die langsame Druckänderung oder die langsam eingeleitete Strömung des Siebröhreninhaltes würde vielleicht kein genügend starker Reiz zur Ueberschreitung der Reizschwelle geschaffen. Leicht einzusehen wäre auch, warum durch eine zuvor plasmolysirte, aber wieder völlig turgescente Zone der Reiz nicht mehr geleitet wird: Falls die betreffenden Zellen nicht einfach abgestorben sind, was sich nicht leicht feststellen lässt, so

1) In diesem Falle würde man mit der Möglichkeit rechnen können, dass sich die Siebröhren gegen die verletzten Glieder inzwischen völlig abgeschlossen haben und dass ein gewisser Ueberdruck ihres Zellsaftes wieder eingetreten ist.

würde durch die Plasmolyse aller Voraussicht nach die Verbindung der Siebröhrenglieder untereinander aufgehoben worden sein. Begreiflich wäre es weiter, dass sich der Reiz durch abgekühlte Rankenstrecken mit gleicher Schnelligkeit wie sonst fortpflanzt. Man sieht also, wie mit der Annahme, dass die Siebröhren durch eine Bewegung ihres Inhaltes den Reiz auf die motorische Zone übertragen, alle meine Beobachtungen sich sehr gut vereinbaren lassen. Gleichwohl bin ich mir sehr wohl bewusst, dass diese Annahme vorläufig durchaus eine vage Vermuthung ist, die nur durch die grosse Schnelligkeit der Reizleitung über grosse Strecken und durch unsere sonstigen Erfahrungen an Pflanzen über die Langsamkeit der Reizleitung bei activer Betheiligung des Plasmas eine gewisse Unterstützung findet. Sie exact zu erweisen, wird ungeheuer schwierig sein.

Neben dieser Möglichkeit wird man eben immer noch an eine active Betheiligung des Plasmas an der Reizleitung zu denken haben. Liesse sich diese exact feststellen, so wäre damit eine der interessantesten Thatsachen für die Reizphysiologie der Pflanzen neu gewonnen!

Wie erfolgt nun die Reizleitung bei den Ranken der anderen Pflanzen? Ich habe über diese Frage bisher noch kaum Versuche anstellen können. Es ist hier also noch ein weites Feld für weitere Untersuchungen offen. Nur soviel ist wahrscheinlich, dass überall eine Verwundung des Centralcylinders nöthig ist, um eine Reaction auszulösen. Diese Thatsache habe ich für einige Cucurbitaceen, *Vitis* und *Lathyrus* sicherstellen können. Es liegt also auch nahe, anzunehmen, dass die Reizleitung bei allen Ranken in ähnlicher Weise erfolgt. Wenigstens sind alle Versuche, die ich angestellt habe, ganz analog wie bei *Passiflora* ausgefallen. Freilich habe ich schon an anderer Stelle hervorgehoben, dass zwar die Verwundung bei *Passiflora* und bei vielen Cucurbitaceen (z. B. *Sicyos*, *Bryonia*) mit dem Hervorschiessen eines Flüssigkeitstropfens verbunden ist, nicht aber bei *Thladianthe*, *Momordica Charantia* und *Actinostemma paniculatum*, obwohl doch bei diesen Pflanzen sich die Reaction auf weit grössere Strecken ausbreitet als bei jenen. Ebenso bleibt ein solcher Flüssigkeitstropfen aus bei *Vitis vinifera* und *Cobaea scandens* und ist gering bei *Lathyrus latifolius*. Bei der letzten Pflanze ist es aber leicht, sich davon zu überzeugen, dass diese Flüssigkeit durch seitlichen Druck von grösseren Entfernungen aus der Wundstelle hervorgepresst werden kann. Es

wäre nun durchaus möglich, dass auch durch einen äusserlich fast nicht wahrnehmbaren Flüssigkeitsaustritt eine genügende Bewegung des Siebröhreninhaltes hervorgerufen werden kann, um eine Reaction auszulösen. Immerhin ist das häufig vorkommende Fehlen des Tropfenaustrittes beachtenswerth genug, um die Vermuthung, dass die Flüssigkeitsbewegung in den Siebröhren in irgend einer Weise die Veranlassung zu der Reizleitung gebe, mit grosser Vorsicht aufzunehmen. —

Mag nun die Reizleitung unter activer Betheiligung des Plasmas oder durch eine Druckschwankung oder Flüssigkeitsbewegung in lebenden Zellen erfolgen, die Hauptbedeutung meiner Beobachtungen scheint mir doch eben darin zu liegen, dass durch sie das Vorhandensein einer schnellen Reizleitung über grosse Strecken bei höheren Pflanzen aus ganz verschiedenen Familien sichergestellt ist, und zwar eine Reizleitung, die sich nicht durch eine „specielle Anpassung" der Ranken ausgebildet haben kann. Denn offenbar ist es für die Ranken gänzlich bedeutungslos, ob sie die Fähigkeit erhalten, sich einzukrümmen, wenn man sie an ihrer Basis oder an ihrer Spitze durchschneidet. Vom Standpunkt der Zweckmässigkeit aus ist die Reizleitung und die durch sie veranlasste Reaction überhaupt nicht zu verstehen. Ein Glückszufall ist es vielmehr, dass wir an den Ranken, die für die verschiedenartigsten Einflüsse so hochgradig empfindlich sind, ein Reactionsvermögen auch gegenüber einem Einfluss sehen, der für ihre Biologie gänzlich bedeutungslos ist. Das lässt es aber als möglich, ja als wahrscheinlich erscheinen, dass eine solche schnelle Reizleitung in Folge von Verwundungen bei höheren Gewächsen weit, vielleicht allgemein verbreitet ist. Wäre dem so, so hätte man einen neuen interessanten Beweis für die Einheitlichkeit des pflanzlichen Organismus. Es wäre daraus zu ersehen, dass ähnlich wie beim Thier, aber mit ganz anderen Mitteln, durch äussere Eingriffe an einem Organ sehr schnell andere Theile in Mitleidenschaft gezogen werden. Vielleicht wird man andersartigen Reactionen, die mit einer so schnellen Reizleitung in Verbindung stehen, wie Umstimmungen und dergl., bei genauerem Zusehen noch hier und da begegnen. Sollte es sich bewahrheiten, dass diese Leitung durch die Siebröhren vermittelt wird, so wäre damit das Reizleitungsvermögen dieser Elemente erwiesen, allerdings in ganz anderem Sinne, als sich das Hanstein seiner Zeit (vergl. z. B. 880, p. 296) gedacht hatte. Einer Vergleichung der Reizleitungsvorgänge bei Ranken

und bei *Mimosa* und *Biophytum*, bei denen man ja ebenfalls eine sehr schnelle Reizleitung beobachtet hat, will ich einen besonderen Abschnitt widmen.

In welcher Weise die Zellen der motorischen Zone bei den Ranken erregt werden, das ist noch völlig in Dunkel gehüllt. Jedenfalls dürfte das in ganz anderer Weise geschehen wie bei einer Contactreizung.

Ich habe dann weiterhin gezeigt, dass diejenigen Krümmungen, die in Folge einer Erwärmung, ebenso wie auch diejenigen, die in Folge einer Abkühlung eintreten, auf einem transitorisch beschleunigten Wachsthum der Mittelzone beruhen, gerade wie die Contactkrümmungen, und dass sich nach einiger Zeit gänzlichen Wachsthumsstillstandes die Krümmung durch ein zweites transitorisch beschleunigtes Wachsthum wieder ausgleicht. Da die Reaction, mag sie nun durch Erwärmung oder durch Abkühlung zu Stande kommen, stets nach ein- und derselben Seite, nämlich nach der Unterseite der Ranken hin stattfindet, wie schon Correns gezeigt hat, so ist daraus zu ersehen, dass die beiden Seiten der Ranken nicht entgegengesetzt auf Erwärmung und auf Abkühlung reagiren. Auch kann von einem Antagonismus beider Seiten bei der Krümmungsbewegung keine Rede sein, in dem Sinne, dass nur die eine im Wachsthum beschleunigt, die andere aber retardirt wird, da die Mittelzone so namhaft beschleunigt wird. Damit werde ich wieder auf eine schon früher (902, p. 616) geführte Discussion gelenkt, die sich auf die Receptionsbewegungen der Blüthen- und Laubblätter bezog. So verschieden die Mittel auch sein mögen, mit denen der Organismus ein- und dasselbe Ziel erreicht, so scheint es mir doch vorläufig nicht angängig, bei den Blüthenbewegungen von einem Antagonismus in dem obigen Sinne zu reden, da die Berechnung ebenfalls eine namhafte Wachsthumsbeschleunigung der Mittelzone ergiebt und wir nun Beispiele kennen, wo ein solcher Antagonismus nicht besteht. Uebrigens sind die Ranken nicht die einzigen Fälle, wo eine auf Temperaturschwankungen beruhende Wachsthumskrümmung sowohl bei Erhöhung wie auch bei Senkung der Temperatur nach ein- und derselben Seite hin stattfindet. Aehnlich ist es nämlich auch bei den Bewegungen der Blüthenstiele von *Anemone stellata*, die Vöchting (890, p. 285 ff.) studirt hat. Vöchting zeigte, dass die nickenden Blüthen dieser Pflanze bei Erwärmung durch eine Geradestreckung der Blüthen-

stiele aufgerichtet werden, bei Abkühlung aber wieder nach derselben Seite (in der Regel wenigstens) gesenkt werden.

Man könnte nun die Frage aufwerfen, was wirkt auslösend bei den Temperaturschwankungen? Falls die Annahme richtig wäre, dass die „Verwundungskrümmungen“ durch Druckschwankungen in lebenden Zellen zu Stande kommen, so könnte man daran denken, ob nicht solche Druckschwankungen auch bei Erwärmung und bei Abkühlung auslösend wirken können. Jedoch erscheint es mir vorläufig müssig, diese Frage weiter zu discutiren.

Nicht nur die Wärmekrümmungen der Ranken, sondern auch diejenigen Krümmungen, die in Folge von Verwundungen des Centralcylinders eintreten, kommen durch Wachsthum, und zwar durch ein transitorisch beschleunigtes der Mittelzone zu Stande und werden durch ein zweites entsprechendes Wachsthum ausgeglichen. Es besteht also hinsichtlich der Mechanik völlige Uebereinstimmung zwischen allen diesen und den Contactkrümmungen. Immer ist die Wachsthumscurve mit doppeltem Gipfel bezeichnend. Ich glaube demnach, dass die Mechanik der anderen Krümmungen der Ranken, wie derer, die in Folge einer chemischen Reizung und derer, die in Folge von Inductionsschlägen eintreten, ganz ähnlich sein wird. Ist dem so, und es ist mir kaum zweifelhaft, so besitzen die Ranken eine einzige specifische Reactionsart, die durch die verschiedensten Störungen ihres Gleichgewichtszustandes ausgelöst werden kann. Nur ist beim Contact, wie ich gezeigt habe, die Stelle, wo die Reizung erfolgt, nicht gleichgültig für die Reactionsrichtung.

Des öfteren ist von mir schon die Frage aufgeworfen worden, ob an den Rankenkrümmungen, die ja mit so auffallender Schnelligkeit erfolgen, eine Erhöhung des Turgors betheiligt ist oder nicht. Ich will hier noch einmal von anderen Gesichtspunkten aus auf sie zurückkommen, da es mir nur für die Contactkrümmungen und die Wärmekrümmungen einiger Cucurbitaceenranken gelungen war, zu zeigen, dass an ihnen aller Voraussicht nach schon von Anfang an eine Veränderung der Membranen betheiligt ist, womit aber natürlich die Möglichkeit einer Turgorerhöhung keineswegs ausgeschlossen wird. Jetzt möchte ich noch ganz kurz darauf hinweisen, dass eine Aehnlichkeit mit jenen Krümmungen, die wir als durch Turgorvariation zu Stande kommend kennen, eigentlich nicht besteht. Alle jene Bewegungen, die in Folge von Turgorvariation schnell ablaufen, werden, soweit wir heute wissen, durch Turgorsenkung, nicht aber durch Turgorerhöhung zu Stande gebracht. Langsamere Bewegungen

dagegen, wie z. B. die Receptionsbewegungen der Gelenkblätter, Bewegungen, die aber weit langsamer vor sich gehen, als die schnellsten Rankenkrümmungen, kommen entweder durch eine Erhöhung des Turgors oder durch eine Senkung desselben, beide Male im ganzen Querschnitt (nach der concav werdenden Seite hin abnehmend) zu Stande. Messungen über das Verhalten der Mittelzone des Organs bei diesen Bewegungen existiren bisher, so wünschenswerth sie auch wären, überhaupt nicht, da man sich immer damit begnügte, zu sagen, dass nach der ganzen, aus Hin- und Hergang bestehenden Bewegung das Gelenk eine Verlängerung nicht erfahren hat. Etwas ähnliches aber sehen wir bei keiner einzigen Ranke. Vielmehr bleibt bei ihnen die Verlängerung völlig erhalten. Wir kennen bisher keinen Fall, wo eine Bewegung durch Turgorvariation so wie bei den Ranken zu Stande kommt. Ferner ist so viel gewiss, dass die Rankenkrümmungen ihrer ganzen Mechanik nach nicht allein durch eine Turgorvariation erfolgen können, sondern, dass an ihnen unbedingt auch ein Wachsthumsvorgang ihrer Membranen betheiligt sein muss. Da wir nun genug Fälle eines entsprechend schnellen Wachsthums kennen, bei denen wir heute keinen Grund mehr haben, an eine Betheiligung des Turgors zu denken, so ist nicht einzusehen, warum die Rankenkrümmungen nicht ebenfalls allein durch einen Wachsthumsvorgang ihrer Membranen irgend welcher Art zu Stande kommen könnten.

Abschnitt V.

Vergleichung der Reizleitungsvorgänge bei den Ranken mit der Reizleitung bei *Mimosa* und *Biophytum*, nebst neuen Versuchen mit *Mimosa*.

Ich habe die Möglichkeit hervorgehoben, dass die Reizleitungsvorgänge, die nach einer Verwundung erfolgen, bei allen Ranken in gleicher Weise ablaufen. Eine Frage von grossem Interesse ist es nun natürlich, wie sich die Reizleitung bei den anderen Pflanzen, bei denen sie mit ähnlicher Schnelligkeit über grosse Strecken stattfindet, d. h. bei *Mimosa* und *Biophytum*, zu der bei den Ranken verhält. Eine Vergleichung dieser Vorgänge könnte immerhin für die eine oder die andere Gruppe dieser Pflanzen neue Gesichtspunkte zur Beurtheilung ergeben. Auch ist natürlich die Frage aufzuwerfen, ob nicht überhaupt bei allen diesen

Pflanzen die Reizleitung in gleicher Weise vor sich geht. Ich will also zunächst, auch an der Hand einiger neuer, bisher mit *Mimosa pudica* nicht ausgeführter Versuche, zeigen, dass thatsächlich diese Pflanze und die Ranken bezüglich derjenigen Reizleitung, die als Folge einer Verwundung erfolgt, in fast allen Punkten übereinstimmen, sodann ebenfalls an der Hand von neuen Versuchen, die zum Theil zur Beurtheilung der Reizvorgänge bei *Mimosa* nicht ohne Interesse sind, die bisherigen Erklärungsversuche für *Mimosa* (und *Biophytum*) einer kritischen Betrachtung unterziehen.

Wie bei den Ranken, so wird auch bei *Mimosa* und bei *Biophytum* (vergl. Haberlandt 898, p. 38) ein Reiz in Folge von Verwundungen geleitet, aber nur dann, wenn der Centralcylinder oder die Gefässbündel verletzt werden. Die Reizleitung erfolgt annähernd mit gleicher Schnelligkeit. Sie tritt auch dann ein, wenn man eine locale Strecke in heissem Wasser oder Chloroformwasser abtödtet. Die Leitung über mehrere Internodien findet sich sowohl bei *Lathyrus latifolius* als auch bei *Mimosa* und *Biophytum*. Beachtenswerth ist eine weitere Uebereinstimmung, die sich aus einigen, bisher mit *Mimosa* nicht ausgeführten Versuchen ergiebt. Auch bei den Blättern von *Mimosa pudica*, die ich über dem Gelenk des primären Blattstieles abgeschnitten und in einem feuchten Raum mit der Schnittfläche in Wasser gestellt hatte, konnte ich, nachdem sich die Blättchen wieder ausgebreitet hatten, durch Abschneiden eines kleinen Stückchens von oft nur 3—4 mm Länge an der Basis des primären Blattstieles, fast stets wieder eine neue Reaction hervorrufen. Die mikroskopische Untersuchung liess an der ersten Schnittfläche keine Verstopfung der Gefässe oder Intercellularräume erkennen. Dass eine Verstopfung der Gefässe nicht erfolgt, war an anderen Blättern zu erkennen, die gleichzeitig abgeschnitten waren, und die, als bei den Blättern der Gruppe I die zweite Durchschneidung ausgeführt wurde, mit dem Blattstiel in 3% Gelatinelösung gesteckt wurden: die Gelatine stieg in ihren Gefässen in Folge der Transpiration ziemlich weit empor. Uebrigens hat eine Verstopfung der Gefässe auch ein ziemlich schnelles Welken des Blattes zur Folge. Damit sind aber die Uebereinstimmungen noch keineswegs erschöpft. Auch bei *Mimosa* werden die Reizleitungsvorgänge durch ein ein- bis zweistündiges Abkühlen einer 2—3 cm langen Strecke des primären Blattstieles auf 0°—2°, ebenfalls ein Versuch, der bisher meines Wissens noch

nicht ausgeführt worden war und den ich mit dem früher p. 440 beschriebenen Apparat gemacht habe, nicht verlangsamt. Pfeffer hat bekanntlich gezeigt, dass das gleiche für narcotisirte Blattstielstrecken gilt. Doch kann ich diese Narcoseversuche als ebensowenig einwandfrei betrachten wie die meinigen mit Ranken. Ferner wird auch bei *Mimosa* durch schnelle Plasmolyse einer localen Strecke des primären Blattstieles in 15 % Kalisalpeterlösung die Reaction ausgelöst, nicht dagegen dann, wenn man langsam plasmolysirt. Auch wird durch eine zuvor langsam plasmolysirte Strecke, in der man den Turgor wiederhergestellt hat, wie bei den Ranken, ein Reiz nicht mehr hindurchgeleitet, wenn man unterhalb oder oberhalb dieser Strecke den primären Blattstiel durchschneidet. Auch alle diese Versuche sind bisher nicht ausgeführt worden, ich will sie aber erst später genauer beschreiben. Ein Unterschied zwischen dem Verhalten der Ranken und *Mimosa* besteht eigentlich nur darin, dass bei den Ranken ein Reiz durch abgetödtete Zonen nicht hindurchgeleitet wird, während solches bei *Mimosa* der Fall sein soll. Doch dürfte dieser Unterschied nur ein scheinbarer sein. Ich habe nämlich gefunden, dass dann, wenn man einen primären Blattstiel unterhalb einer abgetödteten Zone durchschneidet, niemals der Reiz über diese Zone nach dem Blatt hin fortgeleitet wird, niemals also die Blättchen sich zusammenlegen. Ebensowenig habe ich eine Fortleitung des Reizes basalwärts durch eine abgetödtete Strecke des primären Blattstieles nach dem Gelenke desselben beobachten können, wenn ich eine oder mehrere der Fiederstrahlen des Blattes abschnitt. Nur dann erfolgte die Senkung des Blattes, wenn ich mit einem brennenden Streichholz mehrere Blättchen absengte. Doch will ich auch auf diese Versuche erst später näher eingehen. —

Ich wende mich nun zu der kritischen Besprechung der bisherigen Versuche, die Reizleitungen bei *Mimosa* und *Biophytum* aufzuklären. Ich kann mich hier nur auf die wesentlichsten Punkte einlassen, da die Literatur über *Mimosa* dermassen gross ist, dass sie eingehender in dem Rahmen dieser Arbeit unmöglich besprochen werden kann. Auch verdanken wir ja Haberlandt (890, p. 3 ff.) eine entsprechende Zusammenfassung. Ich habe versucht, mir durch eine Reihe eigener, z. Th. neuer Versuche ein eigenes Urtheil zu bilden. Wenn sie auch nur wenig Entscheidendes zur weiteren Einengung des Problems beitragen, so geben sie, glaube ich, doch weitere Anhaltspunkte zur Beurtheilung der Frage, in welcher

Richtung eine Lösung des so viel umstrittenen Problems zu suchen sein dürfte. Zur Vermeidung von Missverständnissen bemerke ich übrigens nochmals ganz ausdrücklich, dass ich nur die Reizleitung, die bei *Mimosa* in Folge von Verwundungen eintritt, berücksichtigt habe.

Im Anschluss an die Untersuchungen Dutrochet's, Meyen's und Brücke's ist, wie bekannt, für lange Zeiten die Auffassung herrschend geworden, dass eine Wasserbewegung im Holzkörper die Reizleitung bei *Mimosa* besorge. Dutrochet und Meyen hatten nämlich gezeigt, dass nur eine Verwundung des Centralcylinders eine Reizleitung bewirkt. Doch waren, worauf schon Haberlandt hingewiesen hat (890, p. 4 ff.), diese Versuche nicht exact genug, um mit Sicherheit entscheiden zu können, dass die Verletzung des Holzes maassgebend ist. Wahrscheinlich ist es nämlich, dass diese Autoren zum Holzkörper auch noch das Gewebe des Bastringes gerechnet haben, der die Gefässbündel umgiebt. Alle die Forscher, die sich der Auffassung Dutrochet's anschlossen, hatten stets dem Flüssigkeitstropfen, der aus der Wunde herausschiesst, eine maassgebende Bedeutung bei der Reizleitung zugeschrieben, und, abgesehen von Meyen, angenommen, dass er aus dem Holzkörper herausdringt. Diese Annahme übernahm auch Sachs (865, p. 482 ff.), der die Ansicht Dutrochet's durch weitere Versuche zu stützen suchte. So hebt Sachs zu verschiedenen Malen ganz besonders hervor, dass die Reizfortpflanzung nur in sehr turgescenten Pflanzen in ausgiebigem Maasse stattfindet, deren Holzkörper viel Wasser unter beträchtlichem Druck enthält; p. 485: „daher kann man auch eine Mimose ihrer Reizbarkeit ganz berauben, wenn man den Boden bei 20—25° C. so austrocknen lässt, dass die Pflanze eben nur ihren Transpirationsverlust decken, aber zu keinem kräftigen Turgor ihrer Gelenke kommen kann." Auch das Hervorschiessen des „Wasser"-Tropfens soll durch den Ueberdruck in den Gefässen bedingt sein. p. 482: „Bei Pflanzen, welche an Wassermangel leiden und wenig oder nicht reizbar sind, tritt bei dem Einschneiden in den Holzkörper des Stammes kein Tropfen aus, und die Reizbewegung unterbleibt."

Es ist eigentlich seltsam, dass diese Versuche, die für die Dutrochet-Sachs'sche Auffassung doch eine gewisse Bedeutung besitzen, niemals nachgeprüft worden sind. Meine Versuche, die ich in dieser Richtung angestellt habe, haben sämmtlich ganz andere Resultate ergeben. Sie wurden in verschiedener Weise durchgeführt. Zuerst habe ich zwei Pflanzen im Warmhaus aufgestellt, ohne sie

zu begiessen. Nach etwa 8 Tagen wurden die untersten Blätter gelb, starben und fielen ab. Nach 14 Tagen waren nur noch die zwei bis drei obersten Blätter vorhanden; ihr Aussehen legte Zeugniss dafür ab, dass sie ihren Transpirationsverlust nur noch mit grosser Mühe decken konnten: Die Blättchen waren nicht mehr völlig geöffnet und concav nach innen gebogen. Die Erde des Topfes war völlig trocken geworden. Als ich nun einen Einschnitt in die Endblättchen eines Strahles machte, klappten sich nacheinander sämmtliche Blättchen des Strahles zusammen, dann auch die der übrigen Fiederstrahlen in basifugaler Richtung. Auch eine Senkung des primären Blattstieles erfolgte, doch nicht an allen Blättern. Die Leitung hatte also auch noch in diesen fast ganz vertrockneten Pflanzen, wenn auch etwas langsamer als gewöhnlich, stattgefunden. Wurde an diesen selben Exemplaren, nachdem sich die Blättchen wieder ausgebreitet hatten, der primäre Blattstiel durchschnitten, so schoss aus der Schnittwunde ein Flüssigkeitstropfen heraus und die Blättchen klappten sich wie gewöhnlich in basifugaler Richtung zusammen. Auf eine andere Versuchsanordnung wurde ich durch eine zufällige Beobachtung geführt. Ich hatte Sprossenden abgeschnitten und aus bestimmten Gründen in eine Eosinlösung gestellt. Die Blätter der Sprosse, die sich beim Durchschneiden der Sprossachse gesenkt hatten, richteten sich allmählich wieder auf. Nach einiger Zeit aber fingen die Sprosse an, zu welken: Die Sprossspitze begann damit, hierauf das oberste Blatt. Die Fiederstrahlen hingen nach einiger Zeit schlaff herab und die Blättchen führten ganz allmählich und langsam eine Schliessbewegung aus. Als das Blatt schon ziemlich welk geworden war, schnitt ich ein Stück eines Endblättchens ab. Der Reiz pflanzte sich, wenn auch langsamer als gewöhnlich, nach der Basis fort, indem sich die Blättchen schnell völlig zusammenklappten. Bei einem anderen, entsprechenden Blatt durchschnitt ich den primären Blattstiel: es quoll sofort ein Tropfen aus der Wunde hervor und die Blättchen klappten sich in basifugaler Richtung zusammen. Andere Sprossstücke wurden nun mit der Schnittfläche in gewöhnliches Wasser gestellt, und, nachdem sich die Blättchen wieder ganz geöffnet hatten (was event. in einem feuchten Raum schnell zu erreichen ist), die Sprosse vorsichtig aus dem Wasser herausgenommen und in Gefässe ohne Wasser gestellt. Sie begannen nun allmählich zu welken. Als die Blätter schlaff geworden waren, wurden wieder Einschnitte gemacht, mit gleichem

Erfolge, wie eben angegeben. Aus diesen Versuchen ist also zu entnehmen, dass auch in bereits angewelkten Sprossen noch eine Reizleitung stattfindet und ein Flüssigkeitstropfen aus der Wunde hervortritt. Wenn die Reaction langsamer stattfindet als gewöhnlich, so kann das sehr wohl Folge des allmählich eintretenden Starrezustandes sein. Jedenfalls aber tritt dieser Starrezustand weit später ein, als Sachs (863, p. 500) angiebt.

Dann möchte ich noch auf meine früher schon erwähnten Versuche hinweisen. An abgeschnittenen Blättern, die sich wieder ausgebreitet haben, wird eine neue Reaction ausgelöst, wenn man vom primären Blattstiele wieder ein kleines Stückchen abschneidet. Es war nun von Interesse, zu sehen, ob eine Reaction in Folge von Einschnitten in den Blattstiel auch noch in einer Zone eintritt, in der man die Gefässe, etwa mit Gelatine, verstopft. Ich verfuhr dabei folgendermassen: Abgeschnittene Blätter wurden zunächst in einem feuchten Raum in Wasser gesteckt. Als sie sich wieder ausgebreitet hatten, wurde das Wasser vorsichtig durch 3 %, flüssige Gelatine ersetzt, und dann nach einiger Zeit die Blätter aus dem feuchten Raum herausgenommen. Nach $^1/_4$—$^1/_2$ Stunde kamen sie wieder in kaltes Wasser in den feuchten Raum. Uebrigens welken die Blätter nach dem Uebertragen in die Gelatine leicht. Nachdem die Gelatine in dem kalten Wasser erstarrt war, wurde wieder von den Blattstielen eine 0,5—1 cm lange Strecke abgeschnitten: in der Mehrzahl der Fälle erfolgte das Zusammenklappen der Blättchen. Mikroskopische Untersuchung zeigte, dass die Gelatine an der Schnittstelle die Gefässe verstopfte. Meist war sie 1 $^1/_2$—2 cm im Blattstiel vorgedrungen. Anfangs färbte ich die Gelatine mit Eosin roth, doch erfolgte die Reaction dann nicht, da das Eosin in die Siebtheile, diese abtödtend, eindringt. Aus allen diesen Versuchen folgt aber, dass die Reizleitung, die eine Folge der Verwundungen ist, nicht durch einen Ueberdruck von Wasser in den Gefässen oder durch Ueberdruck von Wasser in den Zellmembranen hervorgerufen sein kann. An einen solchen Ueberdruck ist aus Gründen, die ich schon bei der Discussion der Reizleitungen in Ranken hervorgehoben habe, bei den genannten Versuchsbedingungen nicht mehr zu denken.

Von sehr viel verschiedeneren Seiten aus als die bisher genannten Forscher hat nun Pfeffer (873, namentlich aber 874) die Frage nach der Art der Reizleitung einzuengen gesucht. Pfeffer

betont zunächst die Möglichkeit (p. 309), dass die Reizleitung bei Verwundungen auf andere Weise zu Stande kommt als die bei Berührung. Er zeigte dann ferner, dass die Reizleitung nicht durch eine Druckschwankung der Intercellularenluft zu Stande kommen könnte. Dagegen sprechen ja auch meine Versuche mit den abgeschnittenen Blattstielen. Er machte dann weiter sehr wahrscheinlich, dass sie auch nicht durch eine Druckschwankung in communicirenden Röhren des Holzkörpers erfolgt, auch dagegen sprechen ja meine neuen Versuche; weiter, dass auch nicht Zersetzungsproducte irgend eines Körpers zu einem anderen Gelenke geleitet werden. Vor allem aber suchte Pfeffer nachzuweisen, dass das Plasma an der Leitung nicht activ betheiligt sein könnte, indem er zeigte, dass der Reiz durch narcotisirte Zonen mit gleicher Schnelligkeit wie auch sonst fortgeleitet wird. Gegen diese Versuche ist von Haberlandt (890, p. 8 ff.) der Einwand erhoben worden, dass sie nicht einwandfrei seien, da man nicht wisse, ob die Zellen wirklich narcotisirt waren. Thatsächlich fehlt ja ein sicheres Kriterium für eine völlig eingetretene Narcose. Deshalb habe ich an Stelle der Narcose wie bei den Ranken eine ein- bis zweistündige Abkühlung auf 0—2° C. treten lassen. Die Versuchsanordnung war die gleiche, wie ich sie früher bei den Ranken schon beschrieben habe. Dadurch wurde aber, wenn der primäre Blattstiel unterhalb der abgekühlten Zone abgeschnitten wurde, die Reizleitung in keiner Weise verlangsamt. Diese Versuche, in Verbindung mit den Narcoseversuchen Pfeffer's, sprechen thatsächlich nicht sehr für eine active Betheiligung des Zellenprotoplasmas, noch weniger aber die Abtödtungsversuche Haberlandt's, auf die ich später noch zurückkomme. Sie zeigen wenigstens, dass eine „Reizleitung“ durch abgetödtete Strecken unter Umständen erfolgen kann. Pfeffer fasst seine Discussion schliesslich dahin zusammen: „Die Reizung der Gelenke wird durch eine Fortbewegung von Flüssigkeit, sei es nun von Zelle zu Zelle oder innerhalb der Membranen, nicht durch eine Wasserströmung in communicirenden Röhren hervorgerufen“, und p. 314: „Ob das Wasser innerhalb der Membran, was wahrscheinlicher scheint, oder von einer zur anderen Zelle sich fortbewegt, dieses wird nur durch eingehende Untersuchung über die Wasserbewegung in der Pflanze überhaupt zu lösen sein.“ Dass eine Fortbewegung von Flüssigkeit in den Zellmembranen die Reizleitung bei Verwundung bewirkt, dagegen scheinen mir abgesehen von den Argumentationen, die ich

im vorigen Abschnitt bei den Ranken schon angestellt habe, auch meine Versuche mit den abgeschnittenen Blättern zu sprechen, an denen ich durch erneutes Abschneiden eines basalen Stielstückchens die Reaction wieder von neuem hervorrufen konnte, sowie auch die Versuche mit langsamer Plasmolyse, bei denen, nachdem die plasmolysirte Zone wieder turgescent geworden war, ein Reiz nicht mehr nach dem Blatt hingeleitet wurde.

Findet nun die Wasserbewegung vielleicht von Zelle zu Zelle statt? Hier setzt die, allerdings von ganz anderen Gesichtspunkten ausgehende, sehr ausführliche Arbeit von Haberlandt (890) ein. Haberlandt behauptet zunächst, dass der Flüssigkeitstropfen, der aus den Wunden herausschiesst, nicht aus den Holztheilen, ebensowenig aus den bei den Pflanzen allgemein verbreiteten Zellen des Siebtheiles, sondern aus besonderen, die Siebtheile begleitenden Zellenzügen herausdringe, die man bisher stets übersehen hatte. Im Anschluss an diese Beobachtung sucht er nun sehr eingehend zu begründen. „dass die Reizfortpflanzung bei der Sinnpflanze die Function eines bisher unbeachtet gebliebenen, aus eigenthümlich gebauten langen Zellen bestehenden Gewebes ist“ (p. 2). Diese Zellen nennt er „Schlauchzellen“. Ich habe mich nun zunächst durch eigene Versuche überzeugt, dass der Flüssigkeitstropfen nicht hervordringt, wenn man nur den Bastring anschneidet, dass er auch nicht aus dem Holz herausquillt, sondern thatsächlich aus den Siebtheilen, die die Gefässbündel umgeben. Man braucht nur einen Stengel zu durchschneiden und nach Abtupfung des ersten Tropfens aus einiger Entfernung einen seitlichen Druck auf den Stengel mit den Fingern auszuüben, um abermals Flüssigkeit aus den Siebtheilen hervorquellen zu sehen. Andererseits freilich muss aber betont werden, dass Haberlandt keinen Beweis dafür erbracht hat, dass die ganze Menge der Flüssigkeit aus den „Schlauchzellen“ herzuleiten ist. Dass ein beim Durchschneiden des Sprosses hervorquellender Tropfen auch die Reactionen des Inhaltes der Schlauchzellen geben muss, ist selbstverständlich, da der Inhalt der angeschnittenen Schlauchzellen sich ja mit der sonst etwa hervorquellenden Flüssigkeit mischen muss. Es wäre also sehr wohl denkbar, dass ein Theil der Flüssigkeit aus den Gefässen, den Zellen des Bastringes oder auch aus den Siebröhren stammte. und gerade dieser Theil könnte ja an der Reizleitung betheiligt sein! Dass aus den Membranen der Hartbastzellen oder aus ihrem Innern eine namhafte Menge von Wasser hervorgepresst wird, ist

nach allem, was wir über die Wasservertheilung in der Pflanze jetzt wissen, von vornherein wenig wahrscheinlich. Auch habe ich dies niemals beobachtet. Eher wäre solches schon bei den Gefässen möglich. Jedoch habe ich Versuche angestellt, aus denen mit Sicherheit hervorgeht, dass die Gefässe und die Gefässwandungen zu dem Flüssigkeitstropfen einen namhaften Beitrag nicht liefern. Es ist sehr leicht, durch abgeschnittene Sprosse, die man in ein U-Rohr mit einem durchbohrten Gummipfropfen einpasst, Wasser hindurchzupressen. Schon bei einem Druck von 20—30 cm Quecksilber, noch stärker bei einem solchen von 1—2 Atmosphären treten aus Schnittwunden, die man an dem oberen Sprossende anbringt, fortgesetzt Flüssigkeitstropfen aus. Ersetzt man das Wasser durch Eosinlösung, so lässt sich schon nach wenigen Secunden eine intensive Rothfärbung der hervorquellenden Flüssigkeit wahrnehmen. Unterbricht man nach einiger Zeit den Versuch, indem man den Ueberdruck aufhebt, und schneidet man nun den Spross, etwa in seiner Mitte, auseinander, so zeigt sich an jeder Schnittfläche sofort wieder ein grosser Flüssigkeitstropfen, der aber keine Spur roth gefärbt ist: Fliesspapier, mit dem man den Tropfen aufsaugt, bleibt völlig farblos. Mikroskopische Untersuchung lässt als Strömungsbahnen des Eosins sofort die Gefässe an der rothen Färbung ihrer Membranen erkennen. Noch instructiver sind andere Versuche, in denen man Ferrocyankaliumlösung durch die Sprosse presst. Schon nach kurzer Zeit kann man aus Querschnitten des Stengels oder der Blätter am oberen Ende des Sprosses Flüssigkeit austreten sehen, die mit Eisenchloridlösung einen dicken Niederschlag von Berliner Blau giebt. Beseitigt man dann den Ueberdruck und schneidet man den Spross an einer anderen Stelle auseinander, so dringt Flüssigkeit heraus, die mit Eisenchlorid keine Spur von Berliner Blau giebt, sondern nur die hellbraun-violette Färbung, wie sie für den Inhalt der Schlauchzellen charakteristisch ist. Als Strömungsbahnen des Ferrocyankaliums erweisen sich wieder die Gefässe. Ob aber nicht ein Theil der Flüssigkeit aus den Siebröhren stammt, ist vorläufig garnicht zu entscheiden. Dass sie nur aus den Schlauchzellen herausschiesst, ist also vorläufig nicht erwiesen.

Die Reizübertragung in den reizleitenden Schlauchzellen lässt nun Haberlandt zu Stande kommen durch Schwankungen des hydrostatischen Druckes, oder besser gesagt, des Turgordruckes in den Schlauchzellen. In der angeschnittenen Zelle wird der Turgor

durch den Austritt des Zellsaftes plötzlich herabgesetzt bezw. aufgehoben und von dieser Zelle ausgehend erfolgt dasselbe in den benachbarten und fernerliegenden Zellen durch die „Filtration des Zellsaftes“ durch die Querwände der reizleitenden Zellen. Diese Querwände sollen einen Tüpfel, der von Plasmodesmen durchsetzt ist, besitzen. Nach Haberlandt (p. 42 ff.) ist es also so gut wie ausgeschlossen, dass die Zellsafträume der benachbarten Zellen direct miteinander communiciren. Um eine Filtration trotzdem zu ermöglichen, sieht sich unser Autor nun zu einer zunächst wenig wahrscheinlichen Hilfshypothese genöthigt (p. 43): „Die Structur der Hautschicht des Plasmabelegs der Schliesshaut muss von der gewöhnlichen Structur der Hautschicht wesentlich verschieden sein. Ihre grosse Permeabilität für den unter einem hohen hydrostatischen Druck stehenden Zellsaft setzt voraus, dass ihre intermicellaren Zwischenräume ungemein gross sind, sodass ein capillarer Durchgang des Zellsaftes sammt den in ihm gelösten Stoffen leicht möglich ist.“ Auch sonst lassen sich gegen Haberlandt's Auffassung an der Hand der von ihm selbst ausgeführten Versuche eine Reihe Bedenken geltend machen. Haberlandt hat nämlich selbst eine neue Thatsache festgestellt, die sich mit seiner Hypothese von der Art der Reizleitung nur sehr schwer verstehen lässt. Er zeigte nämlich zuerst (p. 35 ff.), dass auch noch eine Reizleitung durch abgetödtete Strecken hindurch möglich ist; p. 37: „Die mit den derart vorbereiteten Pflanzen angestellten Versuche ergaben nun das überraschende Resultat, dass nach erfolgtem Einschneiden in ein Fiederblättchen oder in den secundären, resp. primären Blattstiel der Reiz in der grossen Mehrzahl der Fälle sich auch über die abgebrühte Blattstielzone fortpflanzte.“ Wie nun diese Thatsache mit der Annahme zu vereinbaren ist, dass die Reizleitung durch Turgorschwankungen in den lebenden Schlauchzellen vor sich geht, diese Frage finde ich nicht discutirt. Diese Zellen verlieren bei der Abtödtung dadurch ihren Turgor, dass die Protoplasten durchlässig werden. Es ist mir also nicht deutlich, wie sich eine Druckschwankung des Turgors in den lebenden Zellen auch durch solche Zellen hindurch noch fortpflanzen soll, die garnicht mehr turgescent sind, und deren Wände einer Flüssigkeitswelle gar keinen namhaften Widerstand mehr entgegensetzen. Und dies gilt umso mehr, als sich doch voraussichtlich die am Leben gebliebenen Schlauchzellen gegen die abgetödteten durch Bildung einer äusseren Plasmamembran abgrenzen werden. Man wird nun vor allem die Frage aufwerfen

müssen: Sind die Abtödtungsversuche von Haberlandt wirklich eindeutig? Unser Autor verwendete zwei Methoden, von denen die erste wenigstens durchaus einwandfrei erscheint. Ueber die Blattstiele wurde nämlich eine aufgeschlitzte Kautschukröhre aufgeschoben, alle Oeffnungen eingedichtet und dann durch die Röhre 30 Sec. bis 1 1/2 Min. lang Wasserdampf geleitet, der aus einer Kochflasche mit kochendem Wasser zuströmte. Die Zone erwies sich als gebräunt, erschlafft und gänzlich abgestorben. Uebrigens sind Abtödtungsversuche auch von Cunningham (895), wie es scheint mit ähnlichem Erfolge, ausgeführt worden[1]). Seine Methode ist mir unbekannt. Es gelang ihm nach Mac Dougal (895, p. 297) sogar, Impulse durch Stengel zu leiten, die aus abwechselnden lebenden und todten Zonen bestanden. Auch Mac Dougal (895, p. 296 ff.) hat Erfolge mit abgetödteten Spross- und Blattstielzonen erzielt. Einige der abgetödteten Zonen liess er vertrocknen, ohne dass er freilich angäbe, wie es bewirkt wurde, dass dabei die oberhalb jener Zone gelegenen Blätter nicht welkten, andere hielt er feucht. Mac Dougal konnte so Impulse durch Einschneiden oder durch Abbrennen mit der Flamme durch 3 cm lange, todte Stengelstücke fortleiten, ohne dass er freilich Einzelheiten darüber angäbe. Er fügt noch hinzu (p. 296 ff.): „In a few instances a reaction was obtained when incisions were made in the dead portion of a stem or petiole of *Mimosa*, but no great reliance is placed in such results.“

Schliesslich habe ich selbst, um mir ein Urtheil zu bilden, solche Abtödtungsversuche ausgeführt. Ich verwendete dazu denselben Apparat, der mir bei der Abtödtung der Ranken so gute Dienste geleistet hatte. Nach der Abtödtung kamen die Pflanzen über Nacht in einen feuchten Raum, nachdem zuvor die abgetödtete Strecke gut mit nassem Fliesspapier umwickelt worden war. Anderen Tags waren die Blätter wieder in ganz normaler Weise ausgebreitet. Dass bei meinen Versuchen die betreffenden Strecken von ca. 2 cm Länge thatsächlich abgetödtet waren, daran kann gar kein Zweifel sein. Meist liess ich den Wasserdampf aus der Kochflasche 1 1/2—2 Minuten durch die Röhre strömen: er verliess die Röhre mit 100° C. Temperatur. Nachträgliche mikroskopische Untersuchung zeigte, dass thatsächlich alle Zellen abgestorben waren.

1) Trotz mancher Bemühungen ist es mir leider nicht gelungen, diese Arbeit zu Gesicht zu bekommen. Ich citire deshalb nur nach Mac Dougal (895).

Der Vorsicht halber liess ich aber in anderen Versuchen den Wasserdampf 4—5 Minuten durch die Röhren strömen, ohne andere Ergebnisse zu erzielen, wie ich sie im folgenden beschreibe. Zunächst wurde ein etwa 2 cm langes Stück des primären Blattstieles abgetödtet. Als dann am anderen Tage die Blätter wieder ganz ausgebreitet waren, durchschnitt ich den primären Blattstiel unterhalb der abgetödteten Stelle: in keinem einzigen Falle klappten sich die Blättchen zusammen; durchschnitt ich dagegen dann oberhalb der Zone, so trat die Reaction sofort ein. Ebensowenig aber erfolgte an anderen Blättern eine Senkung des primären Blattstielgelenkes, wenn ich die Hälfte einer der vier oder aller vier Fiederstrahlen abschnitt, wie es doch sonst an den Blättern stets der Fall ist. Die Reaction beschränkte sich vielmehr auf das Zusammenklappen der Blättchen an den Strahlenstümpfen. Wurde aber an wieder anderen Blättern ein brennendes Streichholz unter die Endblättchen eines der Fiederstrahlen gehalten und wurden dadurch die Blättchen angesengt, so trat nach kurzer Zeit ausser dem Zusammenklappen der Blättchen die Senkung des primären Blattstielgelenkes in ganz normaler Weise ein. Dasselbe geschah aber auch, nachdem sich die Blättchen wieder ausgebreitet hatten, bei denjenigen Blättern, an denen ich zuvor Theile einiger der Fiederstrahlen abgeschnitten hatte. Ganz analoge Ergebnisse erzielte ich übrigens auch dann, wenn ich 1—2 cm lange Zonen der secundären Blattstiele abtödtete. Es gelang mir also nicht, allein dadurch, dass ich einige Blättchen abschnitt, basalwärts einen Reiz über die abgetödtete Strecke zu leiten. Dies gelang mir stets erst dann, wenn ich die Blättchen absengte oder abbrühte, obwohl ich die Versuche in den denkbar günstigsten Bedingungen, bei 28—30° C. Temperatur an gut begossenen Pflanzen im feuchten Raume, ausführte. Diese Abtödtungsversuche müssten noch einmal in grösserem Umfange mit allen Variationen und aller Umsicht ausgeführt werden, da sie zu einer richtigen Beurtheilung der Verhältnisse äusserst wichtig sind. Haberlandt's Angaben über seine entsprechenden Versuche sind, wie auch aus dem mitgetheilten Citat hervorgeht, nicht detaillirt genug, um eine klare Einsicht in seine Ergebnisse zu ermöglichen[1]). So viel scheint mir

1) Haberlandt führt zwar p. 37 ff. einen Versuch an, aus dem hervorgeht, dass er nach dem Einschneiden in das Endblättchen eines Fiederstrahles auch das Zusammen-[illegible] der Blättchen unterhalb der abgetödteten Stelle beobachtete; war diese Stelle [illegible]irklich völlig abgestorben? Hervorgehoben werden muss freilich, dass Haberlandt

jedenfalls sicher, dass meine Resultate weniger gegen die Hypothese von Haberlandt sprechen als seine eigenen. Sie lassen es als durchaus wahrscheinlich erscheinen, dass lebende Zellen an der Reizleitung in irgend einer Weise betheiligt sind. Jedenfalls ist aus ihnen zu ersehen, dass durch die partielle Abtödtung einer 2 cm langen Strecke — und gleiches gilt für partielle Plasmolyse — eine derartige Veränderung in der entsprechenden Zone vor sich geht, dass durch sie ein „Wundreiz" nicht mehr fortgeleitet wird. Und da sich diese Unmöglichkeit einer Reizleitung bei allen meinen Versuchsblättern erwies, so darf man wohl mit Sicherheit annehmen, dass diese Veränderung nicht nur eine quantitative, sondern eine qualitative ist.

Die Abtödtungsversuche zeigen aber, dass unter gewissen Bedingungen, wenn man nämlich die Blättchen ansengt, ein Reiz auch durch abgetödtete Strecken hindurch geleitet werden kann, es ist aus ihnen also mit Sicherheit zu entnehmen, dass an der Leitung des Reizes das Plasma nicht activ betheiligt sein muss. Sie machen daher eine active Betheiligung des Plasmas überhaupt höchst unwahrscheinlich. Diese Folgerung hatte ja auch Haberlandt schon gezogen. Es entsteht nun die wichtige Frage: wie kommt die Reizleitung über die abgetödteten Strecken zu Stande? Haberlandt ist ihr, wie schon gesagt, aus dem Wege gegangen. Ihre Lösung wird in Zukunft vor allem anzustreben sein. Da der Reiz auch dann durch die abgetödteten Zonen des primären Blattstieles hindurch geleitet wird, wenn man die Blättchen mit Wasserdampf abbrüht, der aus einer Röhre ausströmt, so wird man, glaube ich, nur irgend welche Druckschwankungen für die Reizleitung verantwortlich machen können. Da sind nun eine Reihe von Versuchen beachtenswerth, die namentlich von Mac Dougal (895) ausgeführt worden sind. Mac Dougal wendete sich in seiner Arbeit gegen die Auffassung von Haberlandt und suchte festzustellen, wie sich die Mimosenblätter gegen plötzliche Druckschwankungen der Flüssigkeit in ihren Geweben verhalten. Er schnitt Stengel ab, dichtete sie mit dem basalen Theil in ein mit Wasser gefülltes und mit einer Compressionspumpe versehenes Glasrohr gut ein, in dem er einen plötzlichen Druck von 3—8 Atmosphären erzeugen

4—5 mm lange Strecken abtödtete, ich dagegen solche von 1—2 cm Länge. Sollte darin die Ursache für die Differenz unserer Beobachtungen liegen? Oder sollte unter Umständen zu dem Einfluss der Verwundung noch ein Einfluss durch das Zusammenklappen der Blättchen kommen können und sollten beide vereint eine Leitung auch durch die abgetödtete Zone veranlassen?

konnte. Verf. sagt p. 298 zu diesen Versuchen: „That the increased pressure was exerted throughout the plant was proven by the manner in which water poured from the clipped end of a distant leaflet, and that it passed through the „Schlauchzelle" was shown by stripping away the tissue external to these cells." Der Druck wurde in einer Sekunde zu entfernten Theilen geleitet. Die Annahme, die Verf. macht, dass nämlich die Flüssigkeit durch die Schlauchzellen hindurchgepresst worden sei, scheint mir sehr bedenklich. Am nächsten liegt doch jedenfalls der Gedanke, dass das Wasser mit so grosser Geschwindigkeit durch die Gefässe des Holzkörpers geleitet wird, wie es ja auch bei anderen Gewächsen der Fall ist. Die Feststellung des Sachverhaltes ist immerhin wichtig, da es von grossem Interesse ist, zu erfahren, ob durch die Schlauchzellen leicht Wasser hindurchgepresst werden kann. Ich habe also auch in dieser Richtung eine Reihe von Versuchen angestellt. Bereits früher habe ich darauf hingewiesen, dass es sehr leicht ist, Farblösungen, z. B. Eosin, durch abgeschnittene Sprossstücke von Mimosa hindurchzupressen: schon $^1/_4$—$^1/_2$ Min. nach Beginn des Druckes (ca. 1 Atmosphäre) strömte aus der oberen Schnittwunde eines mit 8 Blättern besetzten, 20 cm langen Sprosses gefärbte Flüssigkeit aus. Als Strombahnen der Flüssigkeit erwiesen sich durch die rote Färbung die Gefässe. Damit ist aber nicht erwiesen, dass die Flüssigkeit nur durch die Gefässe gepresst worden war, denn es wäre möglich, dass durch die lebenden Schlauchzellen nur reines Wasser gepresst, das Eosin aber unten an der Schnittfläche zurückgehalten worden wäre, da bekanntlich dieser Farbstoff durch das lebende Plasma in die Zelle nicht eindringt. Diese Möglichkeit verliert aber an Wahrscheinlichkeit durch den Nachweis, dass auch bei Verwendung von Methylenblaulösung die Schlauchzellen ganz ungefärbt bleiben. Gänzlich von der Hand zu weisen ist sie aber durch weitere Versuche, bei denen ich in abgeschnittene Sprossstücke, die unter Druck Wasser leicht passiren liessen, mit Eosin gefärbte 3 % Gelatine aufsteigen liess. Dies wurde einfach dadurch erreicht, dass ich die lebhaft transpirirenden Sprossstücke eine Stunde lang in eine solche Lösung mit der unteren Schnittfläche eintauchte. Nach einer Stunde wurden die Sprosse in kaltes Wasser übertragen, worin die Gelatine schnell erstarrte. Mikroskopische Untersuchung nach Beendigung der Druckversuche lehrte, dass die Gelatine in den Gefässen, diese verstopfend, meist 10 cm hoch gestiegen war. Die Gelatine liess sich übrigens nur

in den Gefässen nachweisen. Da sie aber möglicherweise an der Schnittfläche auch in die angeschnittenen Schlauchzellen eingedrungen sein könnte, so schnitt ich die unteren 1—2 cm des Stengels ab. Als nun die Sprosse abermals unter den Druck einer Quecksilbersäule gesetzt wurden, trat aus der oberen Schnittfläche des Stengelstückes keine Spur von Flüssigkeit mehr aus, auch dann nicht, wenn die Säule doppelt so hoch genommen wurde (gleich ca. 2 Atmosphären) wie vorher, ehe die Gelatine in den Gefässen emporgestiegen war. Sowie aber der untere, ca. 10 cm lange Sprosstheil entfernt wurde, in dem die Gelatine enthalten war, trat sofort wieder unter Druck viel Wasser aus. Alle diese Versuche wurden mit einem U-Rohr ausgeführt, auf dessen einen Schenkel die Stengel mit einem Gummistopfen fest eingesetzt waren. Der Stopfen wurde der Sicherheit halber mit Bindfaden festgebunden. Aus diesen Versuchen ist aber zu entnehmen, erstens, dass durch einen Druck von 1—2 Atmosphären eine lebhafte Wasserströmung in den Gefässen eintritt, und zweitens, dass abgesehen von den Gefässen selbst bei 2 Atmosphären Druck keine Flüssigkeit durch die Schlauchzellen und durch die Zellmembranen (etwa des Bastringes) hindurchgepresst werden kann. Daraus aber geht wieder hervor, dass die Querwände der Schlauchzellen dem Wasser einen recht hohen Widerstand entgegensetzen müssen. Es könnte der Einwand erhoben werden, dass die Schlauchzellen an der Stelle, wo der Spross in den Gummipfropfen eingefügt war, durch den Druck des Gummis zusammengedrückt worden seien. Dagegen ist aber zu bemerken, dass die Schlauchzellen durch den Bastring sehr gut geschützt werden, und dass ich durch mikroskopische Untersuchung nachträglich nichts von einer solchen Zusammenpressung sehen konnte. Unter Berücksichtigung meiner eigenen Versuche würde aber aus denen Mac Dougal's zu schliessen sein, dass durch eine plötzliche, ziemlich kräftige Flüssigkeitsbewegung in den Gefässen die Reizreaction bei Mimosa nicht ausgelöst wird. Das steht aber mit vielen anderen meiner Versuche durchaus im Einklang[1]). Es ist mir übrigens die Richtigkeit der Angabe Mac Dougal's ziemlich zweifel-

1) Erwähnt sei hier noch eine Angabe von Haberlandt (p. 63 ff.), dass nämlich an einem Stengel, an dem eine Strecke weit die Rinde und die Siebtheile bis zum Holzkörper abgeschält waren, auch dann die Reizreaction an den Blättern eintrat, wenn er unterhalb der entrindeten Stelle einen Einschnitt in den Holzkörper machte. Ich habe mich vergeblich gemüht, den Versuch nachzumachen.

haft, dass er mit seiner Compressionspumpe einen plötzlichen Druck von 3—8 Atmosphären hat erzeugen können. Leider konnte ich diese Versuche mit zweckmässigen Abänderungen bisher in Folge der verspäteten Fertigstellung des Apparates nicht ausführen. Ich habe mich mit Versuchen begnügen müssen, in denen ich einen Druck von 2 Atmosphären durch schnelles Auffüllen des einen U-Rohrschenkels mit Quecksilber erzeugte. Ich erhielt stets sofort eine starke Flüssigkeitsströmung, niemals aber die Reaction.

Da durch die Schlauchzellen selbst bei 2 Atmosphären Druck kein Wasser hindurchgepresst werden kann, so ist es mir sehr unwahrscheinlich, dass der Reiz, der durch das Absengen oder Abbrühen der Blättchen durch die abgetödtete Strecke hindurchgeleitet wird, auf einer Wasserbewegung zunächst durch die lebenden Schlauchzellen der Blattstrahlen, dann durch die abgetödteten, dann wieder durch die lebenden im unteren Theil des Blattstieles beruht. Denn es erscheint mir kaum glaublich, dass durch das Abbrühen ein höherer Druck als 2 Atmosphären in den Schlauchzellen geschaffen werden könnte; sollte es doch der Fall sein, so würde er jedenfalls zum guten Theil in dem abgetödteten Theil ausgeglichen werden, da die todten Wände dem Wasserdruck ja einen namhaften Widerstand nicht mehr entgegensetzen. Viel wahrscheinlicher ist es sogar, dass durch das Abbrühen der in den zuvor lebenden Schlauchzellen herrschende Druck aufgehoben wird, als dass ein Druck erzeugt wird. Wie aber die Aufhebung des Druckes in den lebenden Schlauchzellen sich durch die todten in der abgetödteten Strecke fortpflanzen sollte, ist auch nur schwer verständlich, da in ihnen ja der „hydrostatische“ Druck aufgehoben ist.

Wahrscheinlicher ist es demnach, dass vielleicht eine Druckschwankung der Luft in den Intercellularen an der Reizleitung durch die todten Strecken betheiligt ist, und dies umsomehr, da es mir auch durch andere Elemente wie die Schlauchzellen, abgesehen von den Gefässen, nicht gelang, bei 2 Atmosphären Druck Wasser hindurchzupressen. Ueberhaupt wird, wie hier noch erwähnt sein mag, dann, wenn man eine locale Strecke der Mimose durch Hitze abtödtet, der Reiz sehr viel intensiver und sehr viel weiter geleitet, als bei der Durchschneidung des Sprosses oder der Abtödtung in Chloroformwasser. So werden z. B., wenn man eine Zone des primären Blattstieles in Wasserdampf abtödtet, nicht nur sämmtliche Primärgelenke an sämmtlichen Zweigen gesenkt, sondern es klappen sich auch bis zu den entferntesten Blättern, selbst der

Seitenzweige, sämmtliche Blättchen basifugal zusammen, eine Erscheinung, die ich bei den Abtödtungsversuchen mit Hitze stets, bei einer Durchschneidung des Stengels aber selbst unter den günstigsten Bedingungen niemals beobachtet habe. Auch das spricht dafür, dass bei plötzlicher Abtödtung durch hohe Temperaturen die Reizleitung noch in anderer Weise als sonst erfolgt. Meiner Annahme, dass unter besonderen Umständen die Druckschwankungen der Intercellularenluft an der Uebermittelung der Impulse betheiligt sein könnten, sind freilich andere Versuche nicht gerade günstig. So konnte Mac Dougal (895, p. 297 ff.) niemals eine Reaction beobachten, wenn er den Luftdruck in einer Glasröhre plötzlich verminderte, in die er abgeschnittene Stengel mit ihrer Schnittfläche eingeschlossen hatte. Einen ähnlichen Versuch mit, wie es scheint, gleichem Erfolge hatte übrigens vor Mac Dougal auch Bonnier (892, p. 519) schon ausgeführt. Ich habe diese Versuche nicht wiederholt. Auch durch seitlichen Druck auf die Zweige mit den Fingern hat Mac Dougal ebensowenig wie ich selbst die Reaction in einwandfreier Weise hervorzurufen vermocht.

Wenig Bedeutung ist folgenden Versuchen Mac Dougal's (p. 297) beizumessen, deren Ergebnisse er gegen Haberlandt's Hypothese der Reizübermittelung ins Feld führt: An abgeschnittenen Zweigen wurden an der Basis auf 10 cm Länge die Rindenschichten abgezogen und die Schlauchzellen freigelegt. Wurden die Zweige, nachdem sich die Blätter wieder völlig ausgebreitet hatten, nun in gesättigte Kalisalpeterlösung getaucht, so erfolgte keine Reaction. Daraus schliesst Mac Dougal, dass die Reizleitung nicht durch eine Druckschwankung in den lebenden Schlauchzellen zu Stande kommen kann. Ich habe ebenfalls eine ganze Reihe von Plasmolysirungsversuchen ausgeführt, aber auf andere Weise und mit anderen Ergebnissen. Ich verwendete wieder dieselbe Methode, die ich bei den Ranken schon eingehend beschrieben habe. An einer etwa 1 cm langen Strecke des primären Blattstieles wurde die Epidermis abgeschabt, und dann diese Strecke zwischen Glasröhrchen mit Klebwachs oder Gypsbrei eingeschlossen. Nun wurden die Röhren zunächst mit Wasser gefüllt, bis sich die Blättchen wieder ganz ausgebreitet und erholt hatten. Wurden die Röhrchen nun mit 15 % Kalisalpeterlösung gefüllt, so erfolgte an vielen, aber nicht an allen Blättern, nach $^1/_4$—2 Minuten ein Zusammenklappen der Blättchen an zwei benachbarten, oder auch an allen Strahlen in basifugaler Richtung. Diese Reaction ist offenbar die Folge der Plasmolyse in den beiden kleinen Gefäss-

bündelchen, die, nach aussen nur durch einen im Querschnitt halbmondförmig gestalteten Hartbaststreifen geschützt, in den oberen beiden Kanten des Blattstieles verlaufen. Dafür spricht wenigstens die Thatsache, dass das Zusammenklappen der Blättchen oft auf die zwei benachbarten Fiederstrahlen der einen Seite beschränkt bleibt. Dasselbe geschieht nämlich auch dann, wenn man eines der Bündelchen durchschneidet. Das Hauptbündel, das den Blattstiel durchzieht, wird durch einen geschlossenen Bastring geschützt. In Folge dessen tritt auch nach 4—5 Min., meinen Beobachtungen zufolge, die Plasmolyse in ihm noch nicht ein. Bei den Blättern, an denen die Reaction überhaupt ganz ausbleibt, wird man wohl mit Recht annehmen dürfen, dass die Plasmolyse aus irgend welchen Gründen zu langsam eingetreten ist. Denn wenn man langsam plasmolysirt, in derselben Weise, wie ich es bei den Ranken beschrieben habe, so erfolgt das Zusammenklappen der Blättchen niemals. Doch muss bei diesen Versuchen dafür Sorge getragen werden, dass die Blätter während der Plasmolyse nicht welken. Ich erreichte dies dadurch, dass ich das Blatt durch eine mit der Feile geschaffene, runde Oeffnung in einen feuchten Raum einschloss, der aus zwei aufeinandergestellten, gleich grossen und mit feuchtem Filtrirpapier ausgekleideten Krystallisirschalen gebildet wurde.

Ganz besonders hervorgehoben werden muss aber, dass durch solche Zonen, die langsam plasmolysirt worden waren, in denen aber nachträglich der Turgor wiederhergestellt war, ein Reiz niemals fortgeleitet wird, wenn man den Blattstiel unterhalb der Zone durchschneidet. Das gilt sowohl für solche Strecken, die ich nach einander mit 5, 10 und 15% Kalisalpeterlösung behandelt, wie auch für solche, die ich eine Stunde lang allein mit 5% Salpeterlösung plasmolysirt hatte. Bei mikroskopischer Untersuchung erwiesen sich die meisten Zellen als lebend, dagegen waren z. B. die Schlauchzellen sämmtlich abgestorben. Wurde bei den mit 5% Salpeter plasmolysirten Blattstielen der Stiel oberhalb der betreffenden Strecke durchschnitten, so erfolgte das Zusammenklappen der Blättchen sofort, nicht dagegen bei den Stielen, bei denen ich 15% Salpeter verwendet hatte. Bei ihnen waren die Schlauchzellen auch noch in den nicht plasmolysirten Stieltheilen weithin abgestorben. Es muss aber betont werden, dass ich nicht mit Sicherheit erkennen konnte, ob nicht auch andere Zellen, etwa die Siebröhren, getödtet worden waren. Dagegen wird ein Reiz durch zuvor plasmolysirte Blattstielzonen geleitet, wenn man die Blättchen abbrüht. —

Ueberblickt man nun schliesslich alle Versuche, die mit *Mimosa* angestellt sind, und vergleicht man sie mit denen an den Ranken, so wird man sehen, dass sie bei *Mimosa* und bei den Ranken im wesentlichen zu denselben Ergebnissen geführt haben. Man wird also, glaube ich, auch in der Discussion, die ganz wie bei den Ranken durchzuführen ist, zu denselben Ergebnissen gelangen. Danach halte ich es durchaus für möglich, dass auch bei *Mimosa* die durch eine Verwundung eingeleitete Reizleitung — und nur diese habe ich vorläufig im Auge — durch eine Flüssigkeitsbewegung in lebenden Zellen zu Stande kommt. Manches spricht in der That dafür, dass Haberlandt Recht hat, wenn er behauptet, dass diese Reizleitung in den Schlauchzellen vor sich gehe. Diese Auffassung würde namentlich dann an Wahrscheinlichkeit gewinnen, wenn es gelänge, nachzuweisen, dass die Communication der Schlauchzellen untereinander, etwa nach Art der Siebröhren oder der Milchsaftgefässe, vollkommener ist, als es die histologischen Untersuchungen dieses Forschers ergeben haben. Bei anderen *Mimosa*-Arten, so z. B. bei *M. sensitiva*, bei der die Schlauchzellen nicht mit klarer Flüssigkeit, sondern in der That mit einem weissen Milchsaft erfüllt sind, kann man sich an dicken Längsschnitten davon überzeugen, dass dieser Saft in Folge von Verwundungen auf grössere Strecken in Bewegung geräth. Exact erwiesen ist aber die Auffassung von Haberlandt nicht. Man wird umso mehr die Frage im Auge behalten müssen, ob nicht die Reizleitung in anderen Zellen erfolgt, etwa den Siebröhren, oder ob nicht wenigstens auch andere Zellen als die Schlauchzellen an der Leitung betheiligt sind, da wir bei den Ranken eine ebenso schnelle Reizleitung beobachten konnten, ohne dass bei ihnen Schlauchzellen ausgebildet wären.

Wie bei *Mimosa* der durch Abbrühen der Blättchen geschaffene „Impuls" durch abgetödtete Strecken des Stieles hindurchgeleitet wird, das lässt sich noch nicht mit Sicherheit sagen. Die Thatsache aber, dass er durch solche Zonen geleitet werden kann, ist ein Indicium dafür, dass auch die Leitung, die in Folge einer Verwundung eintritt, ohne active Betheiligung des Protoplasmas erfolge.

Eine Frage ganz für sich ist es natürlich weiter, in welcher Weise Berührungsreize, die die Blättchenpolster treffen, geleitet werden und wodurch es geschieht, dass das Zusammenklappen der Blättchen von den berührten Polstern aus über weitere Strecken fortschreitet. —

So gut wie garnichts wissen wir bisher darüber, wie bei *Biophytum sensitivum* der Reiz geleitet wird. Reihen von Schlauchzellen konnte Haberlandt (898, p. 38) nicht entdecken. Auch beobachtete derselbe Forscher beim Abschneiden der Blätter nicht ein Herausquellen eines Flüssigkeitstropfens. Haberlandt nimmt deshalb an, dass die Reizfortpflanzung nicht auf einer Wasserbewegung oder auf einer Ausgleichung „hydrostatischer Druckdifferenzen" beruht, sondern dass sie durch Plasmaverbindungen vermittelt wird. Dafür scheint ihm auch zu sprechen, dass Stoss- und Wundreize sich über abgebrühte Zonen der Blattspindel nicht fortpflanzen. Doch ist auf diese Beobachtung umso weniger Werth zu legen, als Mac Dougal (899, p. 297 ff.) angiebt, das Gegentheil gefunden zu haben. Es gelang ihm, einen Reiz durch eine 5 bis 10 mm lange, abgetödtete Zone eines Fiederstrahles zu schicken, dadurch, dass er die Endfiedern des Strahles mit der Flamme absengte, aber auch dadurch, dass er die Endfiedern abschnitt (ob richtig?). Diese Thatsachen würden wie bei *Mimosa* gegen eine active Betheiligung des Plasmas sprechen. Doch ist es natürlich unmöglich, ohne genauere Untersuchung zu urtheilen. Ganz besonders wichtig aber zur Beurtheilung der Reizleitungsvorgänge bei *Biophytum* scheint mir eine Beobachtung Haberlandt's (p. 35) zu sein, von deren Richtigkeit man sich auch in unseren Warmhäusern überzeugen kann. Wird nämlich ein Endblättchen eines Fiederstrahles angeschnitten, so senkt es sich zusammen mit dem opponirten nur theilweise. Gleich darauf senken sich der Reihe nach die übrigen Blättchenpaare des betreffenden Blattes, meist aber etwas weniger stark als die des verletzten Blattes. „Sehr bald beginnen nun die Blättchen sich langsam wieder aufzurichten. Dieser Vorgang wird aber nach $1^1/_2$—3 Minuten plötzlich unterbrochen. Von der Reizstelle aus senken sich die Blättchenpaare der Reihe nach ebenso rasch, wie zum erstenmale, ohne dass eine erneute Reizung seitens des Experimentators stattgefunden hätte. . . Noch ein drittes-, ja viertesmal kann sich dieser Vorgang in abgeschwächter Weise und nach längeren Pausen wiederholen." Es sieht fast so aus, als wären verschiedene Zellen an der Reizleitung betheiligt, von denen die einen schnell zu leiten, die anderen aber nur langsam Impulse zu übermitteln im Stande wären.

Jedenfalls wird man immer im Auge behalten müssen, dass die Reizleitung bei den Ranken, bei *Mimosa* und bei *Biophytum* möglicher Weise übereinstimmend vor sich geht. Sicher ist,

dass überall der Reiz ganz allein durch den Centralcylinder fortgeleitet wird. Ob die Reizleitung mit activer Betheiligung des Plasmas erfolgt, oder ob sie durch eine Flüssigkeitsbewegung in lebenden Zellen, etwa den Siebröhren, zu Stande kommt, das ganz exact zu entscheiden, sehe ich vorläufig keine Möglichkeit.

Abschnitt VI.

Zusammenfassung der hauptsächlichsten Ergebnisse.

Wenn man die Ranken der *Passiflora*-Arten an ihrer Basis abschneidet, so erfolgt an ihnen nach 1—2 Minuten eine in etwa 2 Minuten ablaufende, sehr lebhafte Spitzeneinrollung. Eine ähnliche Einkrümmung erfolgt auch dann, wenn man die Ranken decapitirt. Sie bleibt stets auf die haptotropisch empfindlichen Rankentheile beschränkt.

Diese Einrollung oder Einkrümmung beruht nicht auf einer Welkung, sondern auf einem Wachsthum, sie ist also offenbar eine Reizreaction, die in irgend einer Beziehung zu der Durchschneidung der Ranken steht.

Eine ähnliche Reaction ist bei den Ranken aus den verschiedensten Familien, freilich mit mannigfachen Variationen, verbreitet. Bei den Cucurbitaceen habe ich nach der Art ihres Auftretens drei Gruppen unterschieden. Bei der ersten Gruppe, zu der die meisten Arten gehören, und bei der zweiten *(Thladianthe dubia, Momordica Charantia)*, tritt sie nur dann ein, wenn man die Ranken innerhalb der haptotropischen Theile durchschneidet. Bei der ersten Gruppe bleibt sie auf eine ganz kurze Strecke beschränkt, die sich knieförmig krümmt. Bei der zweiten dehnt sie sich fast auf die ganze haptotropisch empfindliche Zone aus. Bei der dritten Gruppe schliesslich *(Actinostemma paniculatum)* erfolgt sie, wie bei den Passifloren, auch dann, wenn man die Ranken an der Basis durchschneidet.

In anderen Familien schliesst sich an das Verhalten der Passifloren noch durchaus an: *Lathyrus latifolius* und *Vitis vinifera*, an das der Gruppe I der Cucurbitaceen: *Cobaea scandens*.

Es ist kaum zu bezweifeln, dass diese Reaction, die fast ausnahmslos nach der physiologischen Unterseite der Ranken hin gerichtet ist, allgemein auf einem Wachsthum beruht. Und zwar ist dieses Wachsthum ein transitorisch beschleunigtes der Mittelzone.

Die Einkrümmung geht, wenn man die Ranken mit der Schnittfläche in Wasser stellt, nach einiger Zeit zurück. Auch dieser Rückgang beruht auf einem transitorisch beschleunigten Wachsthum der Mittelzone. Es ist also auch für diese Reaction die Wachsthumscurve mit doppeltem Gipfel bezeichnend.

Diese Einkrümmung wird durch einen Reizleitungsvorgang, der von der verwundeten Stelle ausgeht, vermittelt.

Die Reaction erfolgt nur dann, wenn man den Centralcylinder der Ranken verwundet. Nur bei *Lathyrus latifolius* wird sie übrigens auch durch eine Durchschneidung der Sprosse unterhalb der Ranken tragenden Blätter ausgelöst.

Zur Beurtheilung der Reizleitung selbst sind vor allem folgende Versuche wichtig: Die Leitung erfolgt nicht mehr durch abgetödtete oder zuvor plasmolysirte, aber wieder turgescent gewordene Rankenstrecken, dagegen geht sie mit unverminderter Geschwindigkeit durch narcotisirte und durch Zonen, die längere Zeit auf 0—2° C. abgekühlt waren, vor sich. Diese Geschwindigkeit beträgt 2—20 mm pro Secunde. Der grössere Theil der Zeit, die zwischen der Verwundung und dem Reactionsbeginn verstreicht, ist jedenfalls als Latenzzeit (nach der Uebermittelung des Impulses) zu betrachten.

Die Ranken rollen sich übrigens auch dann mit ihrer Spitze ein, wenn man eine basale Rankenzone mit Wasserdampf oder mit Chloroformwasser abtödtet, oder wenn man eine solche Zone mit 15 % Kalisalpeterlösung schnell plasmolysirt, oder wenn man an basal abgeschnittenen Ranken, an denen die Krümmung zurückgegangen ist, nochmals ein basales, 4—10 mm langes Stückchen abschneidet. Wenn man langsam plasmolysirt, so tritt dagegen die Reaction nicht ein.

Wenn man Ranken durchschneidet, so schiesst bei den Passifloren und ebenso bei den Cucurbitaceen der I. Gruppe aus der Schnittwunde ein grosser Flüssigkeitstropfen heraus, nicht dagegen bei den Cucurbitaceen der zweiten und dritten Gruppe, bei *Vitis* und *Cobaea* und nur in äusserst geringem Maasse bei *Lathyrus latifolius*. Allem Anschein nach dringt diese Flüssigkeit stets aus den Siebtheilen hervor.

Aus allen diesen und anderen Versuchen und Beobachtungen darf man den Schluss ziehen, dass die Reizleitung in lebenden Zellen erfolgt. Ob dabei das Plasma activ betheiligt ist oder nicht, lässt sich vorläufig nicht exact entscheiden. Ich habe auf die Möglichkeit hingewiesen, dass die Leitung vielleicht in den Sieb-

röhren und zwar durch eine Flüssigkeitsbewegung oder eine Druckschwankung ihres Zellsaftes vor sich geht. Damit stehen wenigstens alle meine Beobachtungen im Einklang.

Jedenfalls ist durch meine Untersuchungen das Vorhandensein einer schnellen Reizleitung über grössere Strecken bei vielen höheren Pflanzen aus ganz verschiedenen Familien erwiesen.

Auch die Krümmungen, die in Folge von Temperaturschwankungen an den Ranken eintreten, beruhen auf Wachsthum, und zwar einem transitorisch beschleunigten Wachsthum der Mittelzone. Auch für sie ist die Wachsthumscurve mit doppeltem Gipfel bezeichnend. Diese Curve dürfte überhaupt sämmtliche Reizkrümmungen, die an Ranken auftreten, charakterisiren. Dass eine Erhöhung des Turgors an dem beschleunigten Wachsthum betheiligt ist, ist nicht wahrscheinlich. Da die durch Temperaturschwankungen zu Stande kommenden Krümmungen stets nach ein- und derselben Seite hin erfolgen, so kann von einem entgegengesetzten Verhalten jeder der beiden Rankenseiten gegenüber Erwärmung und gegenüber Abkühlung keine Rede sein.

Die schraubige Einrollung der basalen, zwischen Rankenbasis und Stütze gelegenen Rankentheile beruht ebenfalls auf einem transitorisch beschleunigten Wachsthum der Mittelzone. Sie tritt nicht erst dann ein, wenn die Ranken ihre normale Länge erreicht haben.

Die Einrollung wird nicht hervorgerufen durch den Zug, den der Rankenspross auf die basalen Theile der mit der Spitze um die Stütze gewickelten Ranke ausübt, ebensowenig durch die Biegung, die diese Theile oft erleiden, sie steht vielmehr in Beziehung zur Stützenumwickelung. Die letztere veranlasst nicht eine Umstimmung der basalen Theile, so, dass diese nun eine der Alterseinrollung entsprechende Bewegung ausführen. Aus Versuchen namentlich mit *Actinostemma* geht vielmehr hervor, dass die Reaction der haptotropischen analog ist und dass sie durch einen von der Stütze ausgehenden, einseitig angreifenden Impuls in erster Linie bedingt wird. Freilich kann sie sich mit der Alterseinrollung combiniren. Es würde sich also von der Stütze aus ein tropistischer Reiz über grössere Strecken fortpflanzen. Unwahrscheinlich ist es, dass der einseitige Druck, der von der Stütze auf die Ranke ausgeübt wird, die Einrollung auslöst, vielmehr spricht alles dafür, dass der Contact selbst es ist, der den

Anlass dazu giebt. Jedoch konnte ich dies bisher nicht völlig exact erweisen.

Schliesslich habe ich an *Mimosa* eine ganze Reihe neuer Versuche angestellt, aus denen zusammen mit den schon sonst ausgeführten hervorgeht, dass die Reizleitungsvorgänge, die in Folge einer Verwundung stattfinden, bei *Mimosa* und bei den Ranken in allen wesentlichen Punkten übereinstimmen. Alles spricht dafür, dass auch bei *Mimosa* diese Reizleitung in lebenden Zellen erfolgt. Da unter gewissen Umständen eine Reizleitung auch durch ganz abgetödtete Strecken möglich ist, so ist es nicht wahrscheinlich, dass das Plasma bei ihr activ betheiligt ist. Als erwiesen kann aber die Annahme von Haberlandt nicht betrachtet werden, dass die Reizleitung durch eine Schwankung des „hydrostatischen Druckes“ in den Schlauchzellen vor sich geht, da eine ähnlich schnelle Reizleitung bei vielen Ranken festgestellt wurde, denen solche Schlauchzellen gänzlich fehlen. Wünschenswerth für eine weitere Einsicht wäre bei *Mimosa* namentlich eine umfassende Durchführung der Versuche mit abgetödteten Zonen und der Druckversuche.

Tübingen, Botanisches Institut, 15. August 1903.

Literatur-Verzeichniss.

892. Bonnier, G., Recherches expérimentales sur les variations de pression dans la sensitive (Revue générale de botanique, Bd. 4, 1892, p. 513 ff.).

896. Correns, C., Zur Physiologie der Ranken (Botan. Ztg., Bd. 54, 1896, Abth. I, p. 1 ff.).

895. Cunningham, D. D., The causes in the fluctuations in the motor organs of leaves (Annals of the Bot. Gard. Calcutta, Bd. 6, 1895, p. 1 ff.).

897. Czapek, F., Ueber die Leitungswege der organischen Baustoffe im Pflanzenkörper (Sitzber. d. math.-naturwiss. Cl. d. Kais. Acad. d. Wiss. Wien, Bd. 106, Abth. I, 1897, p. 117 ff.).

876. Darwin, Ch., Die Bewegungen u. Lebensweise d. kletternden Pflanzen. Deutsch von V. Carus. 1876.

884. Fischer, A., Untersuchungen über das Siebröhrensystem der Cucurbitaceen. Berlin 1884.

885. — —, Ueber den Inhalt der Siebröhren in der unverletzten Pflanze (Berichte d. Deutsch. botan. Gesellsch., Bd. 3, 1885, p. 230 ff.).

886. — —, Neue Beiträge zur Kenntniss der Siebröhren (Ber. d. königl. sächs. Gesellsch. d. Wiss., Math.-naturwiss. Cl., Bd. 38, 1886, p. 291 ff.).

902. Fitting, H., Untersuchungen über den Haptotropismus der Ranken (Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXXVIII, 1903, p. 545 ff.).

902a. — —, Untersuchungen über den Haptotropismus der Ranken. Vorläuf. Mitthlg. (Ber. d. Deutsch. botan. Gesellsch., Bd. 20, 1902, p. 373 ff.).

890. Haberlandt, G., Das reizleitende Gewebesystem der Sinnpflanze. Leipzig 1890.

898. — —, Ueber die Reizbewegungen und die Reizfortpflanzung bei *Biophytum sensitivum* DC. (Annales du jardin botan. de Buitenzorg, Supplém. II, 1898, p. 33 ff.).

880. Hanstein, J. v., Das Protoplasma als Träger der pflanzlichen und thierischen Lebensverrichtungen. Heidelberg 1880.

893. Harms, H., Ueber die Verwerthung des anatomischen Baues für die Umgrenzung und Eintheilung der *Passifloraceae* (Botan. Jahrbücher f. Systematik etc. von A. Engler, Bd. 15, 1893, p. 548 ff.).

903. Hill, A. W., Notes on the histology of the sieve-tubes of certains angiosperms (Annals of botany, Bd. 17, 1903, p. 265 ff.).

902. Irgang, G., Ueber saftausscheidende Elemente und Idioplasten bei *Tropaeolum majus* L. (Sitzber. d. k. k. Acad. d. Wiss. Wien. Math.-naturw. Cl., Abth. I, Bd. 111, 1902, p. 723 ff.).

898. Jost, L., Beiträge zur Kenntniss der nyctitropischen Bewegungen (Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXXI, 1898, p. 345 ff.).

885. Leclerc du Sablon, M., Recherches sur l'enroulement des vrilles (Ann. scienc. naturelles, sér. VII, Bot. Bd. 5, 1885, p. 5 ff.).

895. Mac Dougal, D. T., The mechanism of movement and transmission of impulses in *Mimosa* and other „sensitive" plants (Botanical Gazette, Bd. 22, 1895, p. 293 ff.).

896. — —, The mechanism of curvature of tendrils (Annals of botany, Bd. 10, 1896, p. 373 ff.).

898. Mac Dougal, D. T., A contribution to the physiology of tendrils (Bull. Torrey Botan. Club, New-York, Bd. 25, 1898, p. 65 ff.).

899. — —, Transmission of impulses in *Biophytum* (Botan. Centralbl., Bd. 77, 1899, p. 297 ff.).

870. Masters, Contributions to the Natural history of *Passiflora* (Transact. of the Linn. Soc. London, Bd. 27, 1870, p. 593 ff.).

827. Mohl, H., Ueber den Bau und das Winden der Ranken und Schlingpflanzen. Tübingen 1827.

887. Müller, O., Untersuchungen über die Ranken der Cucurbitaceen (Cohn's Beitr. z. Biolog. d. Pflanzen, Bd. 4, 1887, p. 97 ff.).

896. Noll, F., Das Sinnesleben der Pflanzen (Ber. d. Senckenberg. Gesellsch. 1896, p. 169 ff.).

873. Pfeffer, W., Physiologische Untersuchungen, Leipzig 1873.

874. — —, Ueber Fortpflanzung des Reizes bei *Mimosa pudica* (Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. IX, 1873/74, p. 308 ff.).

881. — —, Pflanzenphysiologie, 1. Aufl., Bd. 2, 1881.

885. — —, Zur Kenntniss der Contactreize (Unters. aus d. botan. Inst. Tübingen, Bd. 1, 1881—85, p. 483 ff.).

863. Sachs, J., Die vorübergehenden Starre-Zustände periodisch beweglicher und reizbarer Pflanzenorgane (Flora, Bd. 46, 1863, p. 449 ff.).

865. — —, Handbuch der Experimentalphysiologie der Pflanzen. Leipzig 1865.

874. — —, Lehrbuch der Botanik, 4. Aufl., 1874.

890. Vöchting, H., Ueber den Einfluss der Wärme auf die Blüthenbewegungen der *Anemone stellata* (Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXI, 1890, p. 285 ff.).

874. Vries, H. de, Längenwachsthum der Ober- und Unterseite sich krümmender Ranken (Arb. d. botan. Inst. Würzburg, Bd. I, 1874, p. 302 ff.).

Ueber Eigenwachsthum der Zelle und Pflanzenform.

Versuche und Studien an Meeresalgen.

Von

F. Tobler.

Mit Tafel X.

Einleitung.

Eine Anzahl von Resultaten der vorliegenden Arbeit habe ich bereits mit einigen allgemeinen Bemerkungen in protokollarischer Form an anderem Orte gegeben (Tobler III.).

Die Studien, die ich nicht als eine irgendwie erschöpfende Behandlung bezeichnen will, versuchen einige der Beziehungen zwischen den Theilen eines pflanzlichen Organismus aufzudecken, die die Zellcolonie von einem zelligen Organismus unterscheiden. Diese Frage ist gleichbedeutend mit der folgenden: Wie wird die einzelne Zelle durch ihre Verbindung mit andern zu einem Organismus von bestimmter Gestaltung in ihren Entwicklungsfähigkeiten beeinflusst, und wie kommt im einfachsten Falle die Gestalt der Gesammtheit zu Stande?

Insofern als nur die Entwicklungsfähigkeiten in den Kreis der Betrachtung gezogen werden, handelt es sich um ein morphologisches Thema. Gleichzeitig aber auch um ein physiologisches Thema, da der Weg, auf dem dies Studium vorgenommen wird, Kenntniss der Lebensbedingungen immer wünschen lässt, und da diese in ihrer Gesammtheit als äussere Factoren die morphologische Ausbildung des Organismus beeinflussen. Der genannte Weg aber ist die Untersuchung der Bildungsabweichungen in ihren verschiedenen Stufen von der Umbildung des vorhandenen über Adventivbildungen zu Neubildung und Reproduction. Alle diese Erscheinungen sind Reizreactionen, deren directe oder indirecte Reizursachen eben in jenen äusseren Factoren enthalten sind. Auf deren genaue Präci-

sirung habe ich nicht den Werth gelegt, den man vielleicht erwarten könnte, äussere Gründe werden im spätern Abschnitt dafür angegeben werden. Es ist wahrscheinlich, dass bei weiterem Arbeiten in der bei mir eingeschlagenen Richtung und an den von mir benutzten Objecten diese Präcisirung in grösserem Maasse gelingen wird. Das ist indess ein Arbeitsgebiet für sich. Ich habe mich über diesen Mangel um so leichter hinwegsetzen können, als jede formative Leistung, wie Pfeffer oft betont hat, ein Resultat der Eigenthätigkeit des Organismus und seiner specifischen Organisation bleibt. Durch Einordnung in den Verband gehemmt oder modifizirt. kommt das Eigenwachsthum der Zelle bei Lösung oder Störung des Systems wieder in anderer Weise zur Geltung.

Das Material meiner Untersuchungen sind Meeresalgen gewesen und zwar in den hier publicirten Florideen. Ich würde es aber bedauern, wenn man wegen der vielleicht nicht allzu verbreiteten Bekanntschaft mit ihren Formen meine Arbeit als rein algologisch ansähe. Ich habe desshalb mehr, als ich Anfangs vorhatte, Bemerkungen über den Bau sowie den Habitus dieser Formen vorausgeschickt. Dagegen habe ich aus ähnlichen Gründen die Abbildung der im einzelnen nur algologisch interessanten Anomalieen auf ein Minimum beschränkt. Eine Sammlung pathologischer Erscheinungen an Algen, in ähnlicher Weise wie wir sie für höhere Pflanzen in Küster's neuer Arbeit besitzen, und die hier natürlich mehr in den Rahmen einer pathologischen Morphologie zu fassen wäre, ist wohl noch verfrüht.

Hier sei auch bemerkt, dass naturgemäss Unica oder in wenigen Beobachtungen begründete Erscheinungsformen garnicht oder nur dann in den Kreis der Betrachtung gezogen worden sind, wenn ihr Zusammenhang mit andern häufigeren Phänomenen klar wurde. Ich besitze unter dem in Zeichnung fixirten Materiale genug Einzelheiten, die sich jedem Verständniss vorläufig zu entziehen scheinen.

Die Beobachtungen, die meinen Studien zu Grunde liegen, sind im Laufe eines zweimaligen, längeren Aufenthaltes an der Dohrn'schen zoologischen Station zu Neapel gemacht. Sie beziehen sich in der Gesammtheit auf die Vegetationszeit vom Winteranfang bis zum Abnehmen der Vegetation im Neapler Klima, der Zeit der „Uebersommerung", die in Folge der Temperatursteigerung die Ruheperiode der Vegetation vorstellt (Tobler II, p. 2 und 7).

Für die wiederholte Ueberlassung eines Arbeitsplatzes auf längere Zeit an der genannten Anstalt bin ich dem kgl. preuss.

Unterrichtsministerium zu grossem Danke verpflichtet. Die Innehaltung der bei dem zweiten Aufenthalte mit Rücksicht auf das Material mir erwünschten Jahreszeit wurde mir durch besonderes Entgegenkommen des Herrn Geheimrath Dohrn ermöglicht, der mir einen Extratisch zur Verfügung stellte. Ich erlaube mir, ihm meinen verbindlichsten Dank dafür auszusprechen; der bewährten Leitung des Neapler Laboratoriums, Herrn Professor Eisig und den andern Herren der zoologischen Station, vor allem aber auch dem stets alle Materialwünsche bereitwilligst erfüllenden Herrn Dr. Lobianco schulde ich, wie jeder, dem es an jenem Orte zu arbeiten vergönnt war, grossen Dank.

Die zu betrachtenden Erscheinungen werden uns veranlassen, einen regen Gebrauch der Worte „pathologisch“, „abnorm“, „anomal“ zu machen. Es empfiehlt sich daher, einige Bemerkungen darüber vorauszuschicken.

Driesch hat (p. 24. Anm.) darauf hingewiesen, dass alle sogenannten pathologischen Erscheinungen an einem in unnatürlichen Zustand versetzten Organismus doch auch Reactionen auf von aussen gekommene Reize seien, nicht anders wie die normal d. h. hier häufiger sich einstellenden Phänomene.

„Man sollte endlich allgemein zu der Ansicht kommen, dass der kranke Organismus doch auch „lebt“, und dass die Erscheinungen, die er zeigt, abgesehen von wahren Absterbeerscheinungen, Reactionen auf Aeusseres sind, so gut wie alle, die schulmässig „physiologisch“ genannt werden.“ Auf das gemeinsame Moment zwischen Pathologischem und Physiologischem hingewiesen zu haben, ist gewiss am Platze, indess dürfte man doch wohl nicht allzusehr von dem Wesen der Sache abirren, wenn man auch formative Gestaltungen, denen die Eigenschaft des Regulativen fehlt, als pathologische benennt, obwohl Driesch gerade hierfür den Ausdruck vermieden wissen will. Als pathologisch kann man wohl ruhig jeden in abweichender Weise von aussen direct oder indirect beeinflussten Zustand kennzeichnen. Höchstens, um einer zu umfangreichen Verwendung des Ausdruckes vorzubeugen und ihn einer Anzahl von Erscheinungen zu entziehen, die ihn zu Unrecht führen, könnte ich mich entschliessen, mich seiner ganz zu enthalten. Durch Bevorzugung der einfacheren Ausdrücke „abnorm“ und „anomal“ ist aber natürlich nichts gewonnen.

„Normal, so definirt Driesch, ist, was die überwältigende lebens- und fortpflanzungsfähige Mehrzahl ist, besitzt und unter gegebenen Bedingungen leistet (Driesch p. 92)." Dieser Begriff gilt bei ihm indess nur innerhalb des als gegeben angesehenen Formcharakters (in Art, Rasse, Mutation), auch hierbei betont er mit Recht, wie oben, dass die Abhängigkeit von der Aussenwelt gleichfalls als gegeben eingeschlossen wird, so dass er eine „Störung" der Organismenform sogar schon in der Veränderung der äusseren Factoren erblickt.

Dem entspricht es vollkommen, wenn Penzig in ähnlichem definirenden Zusammenhange (p. VII.) darauf Nachdruck legt, dass gewisse Bildungserscheinungen bei einer Gruppe als abnorm, bei einer andern als ganz normal auftreten. Da werden wir ihm in der That zugeben, dass die Begriffe „Monstrosität, Bildungsabweichung, Anomalie" nicht leicht zu präcisiren sind und durchaus nicht immer verallgemeinert werden können. Indem er auf die Differenz im Verhalten verschiedener Gruppen hinweist, hat nun Penzig auch schon die Richtung angegeben, in der wir solche Anomalieen zu suchen haben. Eine altbekannte Strasse ist dabei die, die zu Rückschlägen führt. Als solche kommen nicht selten Bildungsabweichungen zum Ausdruck und sind deshalb leicht phylogenetisch verwertbar.

Andererseits mangelt manchen Anomalieen auch nicht die prospective Bedeutung. Sie eignen sich in Folge einer Störung auf dem Wege der Monstrosität wohl auch Charaktere höherer Formen an.

Soweit es sich nun bei meinem Materiale um „Degenerationskulturen" handelt, wie ich eine Hauptquelle meiner Beobachtungen schon früher (Tobler III, p. 1) nannte, ist ein pathologischer Zustand unverkennbar an den Pflanzen. Wo ich dagegen regelmässig natürliches Material aus der „Detrituszone" (Tobler III, p. 2, Lobianco p. 451 und diese Arbeit p. 532) habe, das vielleicht eben gerade in den es auszeichnenden Phänomenen ein wichtiges Moment seines Lebens, eine besondere Vermehrungsart oder dergl., besitzt, da fällt die Heranziehung des „Pathologischen" schon bedeutend schwerer. Wo nun gar Saisonformen in den Kreis der Betrachtung treten, schliesslich gar die Auffassung der Lebensperioden von gewissen Objecten ohne Einschluss von „Anomalieen" unmöglich erscheint, da fällt jede Möglichkeit fort, so zu definiren.

In seiner pathologischen Pflanzenanatomie hat Küster natürlich auch sich die Schwierigkeiten derartiger Definitionen nicht verhehlt, ja schliesslich mit vollem Recht ein fortgesetztes Bemühen darum als fruchtlos bezeichnet. Dennoch aber hat er ein wesentliches Charakteristicum der pathologischen oder abnormalen Gewebe vom physiologischen Gesichtspunkte aus darin gefunden, dass sie alle „für die Pflanze den Ausfall oder die Abschwächung irgend einer Function“ bedeuten, sowie dass bei ihrer „Bildung für den Gesammtorganismus weniger geleistet wird als unter normalen Umständen d. h. ohne Eingriff in die Integrität des Organismus von seinen normalen Geweben geleistet worden wäre“ (Küster II, p. 2 und 3). Das Thema bringt es bei ihm ja mit sich, dass er nur Gewebe behandelt, also auf das rein Morphologische nicht eingeht. Wenn nun die aus diesem Grunde bei ihm nicht so ausführlich herangezogenen Algen auch in der That meist der „Gewebe“ und differenten Function einzelner Theile entbehren, so lässt sich, wie wir sehen werden, der Satz vom sinkenden Werte der Leistung für den Organismus recht wohl auch bei Algen aufrecht erhalten, nämlich die unter ihren Missbildungen überwiegende Bildung von Rhizoiden statt Aesten vielleicht so auffassen, wenn sie auch seltener so scharf wie in der Entstehung einer anderen Formen normal zukommenden Berindung hervortritt. Hieran erinnert die Thatsache, dass die *Callithamnion*-Species, *Call. seirospermum* Griff. *(Seirospora Griffithsiana* Harv.*)* ihren Namen einer Art der Sporenbildung verdankt, die auch andern Formen aus ihrer Verwandtschaft zukommt, und die Nägeli als „abnormale Bildung von Brutkeimen“ bezeichnet (Nägeli, p. 316), womit er wohl sog. Monosporen meint. Fügen wir nun hinzu, dass eine Verbreitung durch typische Monosporen, also besondere Ausbildung von Zweiggliedern zu sich ablösenden keimungsfähigen Zellen doch nur einen Schritt von dem Zerfall des Gliederfadens in auswachsende Zellen, wie er bei Florideen vorkommt, geschieden ist, so erhellt deutlich, dass durch die Plasticität der Algenform die Verwendung und Umgrenzung von solchen Ausdrücken wie abnormal etc. äusserst erschwert ist.

Die bei solchen Vorgängen und Erscheinungen sich einstellende Schwierigkeit der Uebergänge wiederholt sich aber bei allen etwa dabei geltenden Gesetzen formativer Ausbildung, für die sonst Vöchting noch (Bd. I, p. 256) ausschliessliche Anwendbarkeit in nicht pathologischen Zuständen betonte. Wenn er also z. B. bei

dem Satze der Beziehungen der Zelle zur Totalität und der nach ihrer Isolirung eintretenden Bedingungen, vermöge deren sie sich zum Ganzen entwickelt (p. 255) in erster Linie an die Lösung der Eizelle oder überhaupt irgend eine Form der Fortpflanzung durch Keimzellen dachte, so dürfen wir doch auch bei den von uns zu betrachtenden pathologischen Vermehrungsweisen auf dem Wege des Zerfalles diesen werthvollen Gedanken heranzuziehen nicht versäumen.

Eine Uebersicht meines Stoffes versuche ich nun nach der folgenden Disposition zu geben:

I. Art und Behandlung des Materiales.
II. Habitus und Charakteristik der Formen.
III. Ungleichmässiges Wachsthum (Epi- und Hyponastie).
IV. Etiolementsähnliche Erscheinungen.
V. Adventivbildungen und Verwachsungen.
VI. Zerfall.
VII. Reproduction und Allgemeines.

I. Art und Behandlung des Materiales.

Ehe ich auf die thatsächlichen oder muthmaasslichen Factoren eingehe, die die Degeneration, kurz die Gesammtheit der Anomalieen, auf die ich zu sprechen kommen werde, in den Kulturen oder am natürlichen Standorte hervorrufen, will ich einige Bemerkungen über Herkunft und Kulturverhältnisse der Objecte vorausschicken.

Vielfach bekam ich Anomalieen an frischem Materiale und zwar nahezu sämmtliche in der Kultur beobachtete Erscheinungen auch aus der Detrituszone. Nach den Angaben von Lobianco zieht sich im Golfe von Neapel in einer Tiefe von 20—40 m parallel dem Küstensaum eine Zone hin, in der der grösste Theil der abgerissenen Algen und Algenfetzen niedersinkt und zusammen mit Schlamm, feinem Sand und thierischen Resten den Boden bedeckt. Die Menge des sich dort ansammelnden, von Felsen und Grund losgerissenen Materials ist je nach der Wellenbewegung sehr variabel (Lobianco, p. 451). Da nun abgerissene Algenstücke keineswegs eingehen, sondern ein lebhaftes Wachsthum aufweisen können, wie einerseits die bisher bekannten Fälle von Vernarbung und Callusbildung etc. (vergl. Küster I, Tobler IV), andererseits aber auch

meine Untersuchungen experimentell zeigen, so wird eine sehr zusammengewürfelte Flora von meist noch nicht am Boden befestigten Algen sich an diesen Stellen finden. Freilich befinden sich diese Pflanzen zumeist dort an ungewohntem Standorte, auch wohl um der Anhäufung des Detritus willen unter ungünstigen Verhältnissen, zudem zunächst im Zustande der Vernarbung, und aus all diesen Gründen ist ihr Wachsthum stets ein abnormes. Jede Handvoll Objecte aus dieser Zone bot eine Fülle pathologischer Thatsachen.

Was die Kultur des normalen Materiales im Laboratorium angeht, so haben Berthold, Oltmanns und Noll reichlich Anweisungen verschiedenster Art dafür gegeben. Jede Anweisung, jede Erfahrung aus solcher Kulturpraxis schliesst ja gleichzeitig auch einen Hinweis auf die Abnormitäten oder Ausfall der Kultur veranlassenden Factoren in sich (vergl. Berthold III, Noll I und Oltmanns I).

Und trotzdem bleibt noch vieles dunkel, vor allem aber verlangt jedes Object eine eigne Behandlung. Die Pflanzen, die nach etwa 2 Stunden von ihrem natürlichen Standort in das Laboratorium gelangten, wurden hauptsächlich in flachen Glasschalen (Höhe der Wassermasse etwa 3—4 cm) mit Glasscheiben zugedeckt, kultivirt. Ein Theil solcher Kulturen erhielt durch Heber von einem benachbarten Bassin ständigen Durchfluss aus der Meerwasserleitung der zoologischen Station. Das in dieser befindliche Wasser wird im Keller des Stationsgebäudes filtrirt und Tag und Nacht in die Leitung gepumpt. Diese besteht aus Bleiröhren. Trotz der mehrfachen gegentheiligen Behauptungen haben dort vor Anlage des zweiten Gebäudes angestellte Versuche einen schädlichen Einfluss des Bleis auf Thiere verschiedenster Art nicht nachweisen können. Ich kann nicht das Gegentheil für Pflanzen annehmen, namentlich nicht bei ständigem Ab- und Zufluss. In andern Schalenkulturen wurde das Wasser nicht durch ständigen Fluss, der bei kleineren Wasserquanten nur zu leicht eine dem Object ungewohnt heftige Bewegung mit sich bringt, sondern durch ein alle 3—4 Tage vorgenommenes Abheben und Zulassen ersetzt. Hiermit ist aber, wie schon Oltmanns hervorhob, meist ein für die Pflanze schädlicher Temperatur- oder auch Concentrationswechsel verbunden. Durch Benutzung abgestandenen Wassers lässt sich dem aber abhelfen.

Endlich wurden statt der Schalen auch grössere Bassins mit ständigem Zufluss (Höhe des Wassers etwa 10 cm) benutzt. Diese

waren aber nicht gedeckt. Kleinere Thallustheile, isolirte Zellen wurden in kleineren Glasdosen oder auch in leicht verkorkten Röhrchen kultivirt. Dann aber fand ich hierfür auch Kultur in Agar-Agar (1 % in Meerwasser) recht geeignet. Zellen von *Griffithsia* konnte ich in Glasdöschen mit Agar-Agar mehrere Wochen unter reichlichem Wachsthum halten. Und zwar kamen nach dem Einführen oder Auflegen der Zellen und kleineren Zellcomplexe die jüngeren und ganz eingebetteten alle mit dem Leben davon und wuchsen bald aus, von den älteren gingen begreiflicher Weise an dem Wechsel des Mediums viele zu Grunde. Da die betreffenden Glasdosen nach dem Abheben des Deckels unmittelbar unter das Mikroskop genommen, die Objecte so betrachtet werden konnten, so liess sich auf diesem Wege manche Schädigung durch Berühren mit Pipette oder Pincette oder Erschütterung vermeiden.

Für alle Arten von Kulturen wurden verschiedene Beleuchtungen (Entfernung 10 cm bis 2 m vom Fenster) angewendet. In einigen Fällen kam auch Durchlüftung mit constantem Luftblasenstrom hinzu.

Ein bisher wohl bei der Kultur wenigstens gewisser Formen von Meeresalgen unterschätzter Factor scheint mir die Bewegung zu sein. Als ich die ersten Fälle von Zerfall des Thallus beobachtete, glaubte ich beim Studium der ihn veranlassenden Factoren auch dem rein mechanischen Vorgange einer Trennung der Zellen durch die Wasserbewegung eine wesentliche Bedeutung beilegen zu können. Ich unternahm deshalb Kulturen auf der Schüttelmaschine, die mir in der physiologischen Abtheilung der zoologischen Station zur Verfügung stand. Ein Schlitten von etwa 20 cm Länge befand sich auf einer doppelten Bahn, auf der er etwa 2 cm Spielraum hatte. Durch Antrieb eines Electromotors wurde er nun in durch die Stromstärke variabler Schnelligkeit darauf hin- und herbewegt. Und zwar bediente ich mich eines Tempos, bei dem der Schlitten den Spielraum seiner Bahn in einer Secunde je einmal in jeder Richtung durchmaass, also sich in einer Minute etwa 60mal hin- und herbewegte. Auf dem Schlitten konnten nun zugekorkte Glasröhrchen in horizontaler Lage zwischen Leisten in der Längsrichtung befestigt werden. Die Röhrchen (Präparatengläser) waren etwa 6 cm lang und 1,5 cm breit, zur Hälfte mit Wasser gefüllt. Die Thalli resp. Thallusstücke waren diesen Maassen entsprechend ausgewählt. In gleicher Weise hergestellte Parallelröhrchen zeigten, dass das eingeschlossene Luftquantum in dem Raume an und für sich zur

Kultur genügte, indem solche Kulturen sich wochenlang hielten. Die auf den Schlitten versetzten erlitten ein seiner Bewegung entsprechendes Hin- und Herfluten des Wassers. Dabei kamen natürlich vielfach die Thallustheile miteinander oder auch mit der Glaswand in Berührung. Doch geschah das letztere nur seitlich, da die Bewegung zu schnell war, als dass das Object bei jeder Welle an einem Ende des Gläschens angestossen wäre. Vielmehr behielt es dabei eine ziemlich centrale Lage.

Der Erfolg eines in dieser Art und Weise angestellten Experimentes mit *Griffithsia Schousboei* war ein völlig unerwarteter. Während die Parallelkulturen, die neben dem Apparat, also in gleicher Beleuchtung, theils in ebensolchen Röhrchen, theils in Schale ausgeführt waren, wie stets bei dieser Pflanze, bereits nach einigen Tagen zum grössten Theil in kleinere Zellcomplexe oder Einzelzellen zerfallen waren, war in der geschüttelten Kultur (die Bewegung fand aber nur bei Tage etwa zwölf Stunden statt) der Thallus noch völlig unversehrt. Eine bisweilen an ihm sichtbare Veränderung war die Anhäufung von schmutzig gallertiger Masse an den Einschnürungen zwischen den Zellen. Diese Masse dürfte vermuthlich im wesentlichen aus feinen Schmutztheilchen bestehen, die bei dem geringen (wenn auch in einigen Kulturen erneuerten) Wasserquantum sich in Folge der Fluthbewegung an diesen Stellen festsetzten. Es wäre möglich, dass schon diese Verstärkung der Gallerthülle an den Gliederungsfäden genügte, um den Zerfall zu erschweren. Auf Grund der Beobachtung aber, dass in derartigen Kulturen auch sonst sich das Verhalten der Objecte weit mehr dem normalen näherte (fast nie wurden so massenhaft adventive Rhizoiden gebildet wie in den Parallelkulturen), möchte ich schliessen, dass hier die Bewegung resp. eine ihrer Folgen (z. B. ständiger Wasserwechsel) als günstiger Kulturfactor gewirkt habe. Thatsächlich gehört ja zu den Lebensbedingungen vieler Algen eine starke Wasserbewegung, und gerade die in den oberen Regionen der Steilküste angesiedelten *Callithamnion* und Verwandte sind zwar festgewachsen, aber schwanken ständig um ihre Basis hin und her.

II. Habitus und Charakteristik der Formen.

Die den normalen Habitus aufbauenden Elemente sind bei den von mir benutzten Algen etwa die folgenden[1]).

1) In dies. Angaben lehne ich mich z. Th. wörtlich an meine Mittheilung (Tobler III) an.

Die Thalli der in das Bereich der Untersuchung gezogenen Florideen besitzen unbegrenztes Wachsthum. Während das der Scheitelzelle stetig aber mit ungleicher Intensität fortschreitet, tritt in bestimmten Vegetationsperioden und unter bestimmten Vegetationsbedingungen bei den Ceramiaceen, denen Nägeli (p. 304) nur Scheitelwachsthum zuspricht, intercalares Wachsthum, Streckung mit Querwandbildung auf. Deshalb ist, was für unbegrenztes Wachsthum nicht selbstverständlich, bei einjährigen Pflanzen die Zahl der Zellen eine Function der Intensität des Wachsthums. Das letztgenannte Wachsthum ist natürlich für den Habitus, seinen lockeren oder gedrängten Charakter wesentlich. Ausserdem varirt mit ihm zusammen die Grösse der Zellen. Uebrigens findet sich bei Nägeli die Wachsthumsweise dieser Formen schon ausführlich besprochen (Nägeli, p. 305 f.).

Weiter kommen nun die sehr verschiedenen Zellgrössen und in Parallele damit die Zahl der den Stammquerschnitt aufbauenden Zellen in Frage. Ist der Stammquerschnitt ein mehrzelliger, so kann er doch noch eine an die einzellige Achse erinnernde Gliederung aufweisen. Eine Gewebedifferenzirung tritt aber erst ein, wenn es zur Bildung einer Berindungsschicht auf dem Stamme oder auch auf den Aesten kommt. Diese Berindungsfäden erinnern in ihrer Ursprungsweise und Flexibilität häufig an die ausserdem durch geringen Chromatophorengehalt und seltenere Querwandbildung ausgezeichneten Rhizoiden, deren Vorkommen bisweilen auf den Habitus Einfluss haben kann. Weiter ist die Verzweigung ein wichtiges Moment für die Erscheinung der Pflanze. Zunächst gewähren schon die Verzweigung in einer oder die in mehreren Ebenen eine einschneidende Habitusdifferenzirung, die sich selbst bei kleinen Formen schon dem blossen Auge aufdrängt. Ferner sprechen die Zahl der Verzweigungen und ihre Häufigkeit an einer Achsenzelle oder einem Gliede der Achse bei der Bildung der charakteristischen Form mit. Endlich ist die Richtung der Aeste zur Achse, der Winkel, den sie an ihrer Ursprungsstelle mit dieser bilden, von Wichtigkeit. Hiermit steht das ungleichmässige Wachsthum der Ober- und Unterseite der Aeste in enger Beziehung. Die so zu Stande kommenden Eigenschaften der Epi- und Hyponastie sind besonders variabel und deshalb von Interesse bei der Beobachtung.

Ueber die Differenzen zwischen Stamm- und Rhizoidenzellen findet sich noch weiter unten (s. p. 556) einiges angegeben.

Die hauptsächlichsten Formen sind:

Pleonosporium Borreri (Engl. Bot.) Näg.

Ceramiaceae, unberindeter Gliederfaden, abwechselnd gefiedert, in allen jüngeren Theilen starke Hyponastie der Aeste (vergl. Hauck, p. 88).

Antithamnion cruciatum (Ag.) Näg.

Ceramiaceae, unberindeter Gliederfaden, Aeste opponirt oder zu viert im Wirtel, Kronen schopfig mit Hyponastie in den jüngsten Theilen (Hauck, p. 71).

Antithamnion plumula (Ellis) Thur.

Ceramiaceae, unberindeter Gliederfaden. Hauptfaden wiederholt abwechselnd fiederartig verzweigt, Aestchen opponirt oder wirtelig vierzeilig entspringend, abstehend oder gespreizt und zurückgebogen, ein- oder zweiseitig innenseitig gefiedert, Fiederchen an allen Gliedern (Hauck, p. 72).

Callithamnion Thuyoides (Engl. Bot.) Ag.

Ceramiaceae, unberindeter Gliederfaden, abwechselnd gefiedert, alle Aeste mehr oder weniger hyponastisch, Spitze büschelig (Hauck, p. 78).

Griffithsia Schousboei Mont.

Ceramiaceae, unberindeter, einfacher Faden. Zellen stark gerundet, die jüngsten kugelig, die älteren am oberen Ende fast $1^1/_2$ mal so breit als am unteren, in der Mitte oft schwach eingeschnürt. Berührungsfläche der Nachbarzellen sehr klein, Verzweigung dichotom und gleich hoch. Findet sich in allen Tiefen bis 50 m (Hauck, p. 92). Gute Abbildung nur bei Zanardini, Tafel 20.

Bornetia secundiflora (J. Ag.) Thur. (*Griffithsia secundiflora* J. Ag.).
(Tobler III, p. 7 als *Griffithsia* sp.? bezeichnet.)

Ceramiaceae, unberindeter, einfacher Faden. Zellen cylindrisch. Die älteren oben schwach verdickt, an den Querwänden etwas eingezogen, Verzweigung di-, selten trichotom, stets in einer Ebene. Farbe hellroth (Hauck, p. 49).

Griffithsia opuntioides J. Ag.
(Tobler III, p. 8 fälschlich als *G. setacea* bezeichnet.)

Ceramiaceae, einfacher unberindeter Faden. Zellen ganz cylindrisch, auch an den Querwänden so gut wie nicht eingezogen.

Verzweigung di- oder trichotom, Zweige ruthenförmig, sehr hart, zugespitzt. Farbe dunkel, öfter etwas stahlglänzend (Hauck, p. 94).

Dasya elegans (Mart.) Ag. *Rhodomelaceae* vergl. Tobler I.

Die *Griffithsia*-Spezies und *Bornetia* waren bei dem Mangel guter Abbildungen und Herbarvergleichsmateriales im frischen Zustande in Neapel nicht völlig sicher zu bestimmen, zumal es sich z. Th. um steriles Material handelte. Eine endgültige Aufklärung verdanke ich der kundigen und liebenswürdigen Hilfe des Herrn Major Th. Reinbold in Itzehoe.

III. Ungleichmässiges Wachsthum (Epi- und Hyponastie).

Es wurde schon angedeutet, dass die Degenerationen verschiedenster Art das Wachsthum auch quantitativ beeinflussen. Da aber auch normaler Weise hier quantitative Differenzen schon vorkommen und wie erwähnt zum Zustandekommen des Habitus beitragen (Epinastie und Hyponastie), so wird durch Beeinflussung schon vorhandener Differenzen in erhöhtem Maasse Bildungsabweichung eintreten. In wieweit nun bei der Variabilität der Hypo- und Epinastie (im Sinne Wiesners, p. 322) die Wachsthumdifferenzen auf Richtungsreize des Lichtes wie auch auf Schwerkraft zurückgehen, wird schwer zu entscheiden sein. Sicher ist die Aenderung der Epi- und Hyponastie bei der Degeneration in Abhängigkeit von der auch sonst sich zeigenden Wachsthumssteigerung resp. -Hemmung, nur lassen die zahlreichen andern Modalitäten des Habitus, die von der Beleuchtung bedingt sind, die Gesetzmässigkeit hier nicht so klar erkennen, wie es etwa bei Wiesner der Fall ist.

Pleonosporium ist besonders durch seine Hyponastie charakterisirt. Weder bei Nägeli (p. 399) noch auch in andern systematischen Algenwerken findet sich dies doch auf jeder Abbildung klar zu Tage tretende Merkmal zum Ausdruck gebracht. Die eigenthümlich hin und hergebogene Achse dieser monopodial verzweigten Alge ergiebt bereits für die an den oberen Zellenden alternirend auf den Gliedern der einzelligen Achse aufsitzenden Seitenstrahlen eine stark geneigte Ansatzfläche. Hierdurch liegen die Aeste der Achse mehr an als bei den meisten *Callithamnion*-Arten. Die untersten Zellen des Astes weisen nun in der Regel eine ziemlich symmetrische, etwa rechteckige Form auf. Ihr Wachsthum ist also ein allseits gleichmässiges. Die mittleren Zellen des Seitenstrahles dagegen besitzen im normalen Zustande namentlich

aber an jugendlichen Zweigen ein bedeutend stärkeres Wachsthum der Unterseite. Dadurch kommt die klauenförmige Biegung des Astes zu Stande.

Wenn natürlich auch, wie zumeist in diesem Verwandtschaftskreise, der Ort des Hauptwachsthums an der Spitze liegt, so offenbart sich doch unter Umständen deutlich das intercalare Wachsthum der Aeste. Zum mindesten ist es sicher, dass alle Zellen die Wachsthumsfähigkeit nicht verlieren und sie unter bestimmten Umständen wieder zur Geltung bringen. Von dem so erfolgenden zur Streckung der Gliederfäden und Querwandbildung in älteren Zellen führenden Wachsthum wird als besondere Erscheinung noch die Rede sein. Dagegen kann aber auch die Intensitätsdifferenz des Wachsthums der Aussenwände der Zellen wohl Schwankungen unterliegen. Und diese können wesentliche Aenderungen im Habitus bedingen.

Wie schon oben erwähnt, ist bei *Pleonosporium* die Hyponastie am stärksten in den jüngsten Theilen; an Pflänzchen mit intensivem Wachsthum ist die Scheitelregion von einem Büschel sich darüberneigender Astspitzen verdeckt.

Bezüglich des ebenfalls auf wechselnder Bevorzugung der verschiedenen Seiten im Wachsthum beruhenden Brechung der jugendlichen Achse von *Pleonosporium* hat Berthold (III, p. 637) darauf hingewiesen, dass die bevorzugte Seite früher zu wachsen aufhört und so bei älteren Organen wieder Streckung eintreten muss. Aehnlich ist das Verhalten der Seitenäste hinsichtlich der Hyponastie. Nur dass hier noch sicherer zutrifft was Berthold auch für die verwandten Fälle schon vermutet, dass die Abweichungen von äusseren Factoren beeinflusst sind (über das Zustandekommen der Krümmungen der Seitenorgane und Haupttriebe in der Scheitelregion der Ceramiaceen vergl. auch Berthold, IV, p. 282 f.).

Mehrfach konnte ich in der Kultur beobachten, dass bei Beeinträchtigung der normalen Lebensweise ein Aufhören des hyponastischen Wachsthums ev. ein Uebergehen in das epinastische erfolgte. Durch eine Verdunkelung der Kultur von etwa sechs Tagen pflegt sich bei *Pleonosporium* im Gesammthabitus das Schwinden der Hyponastie deutlich zu dokumentiren. Höchstens die 5—6 jüngsten Seitenäste in jeder Krone leisten noch Widerstand. Diese Differenz in der Beeinflussungsfähigkeit bei den Organen verschiedenen Alters ist ein auch sonst nicht seltenes Phänomen im Pflanzenreich, auf das ich (I, p. 364) auch als bei

Algendegeneration vorkommend schon früher hinwies. Sie geht bekanntlich so weit, dass auch an viele Wochen im Dunkeln kultivirten Objecten doch in den inzwischen erwachsenen Kronen die Scheitelregion stets noch den ursprünglich hyponastischen Charakter bewahrt. Dagegen weisen die ältesten Theile auch in leidlich oder völlig normalen Kulturen befindlicher Exemplare stets in den Seitenverzweigungen Epinastie auf. Inwieweit man hierin schon Degenerationserscheinungen sehen will, ist schwer zu sagen, wiewohl allgemein diese Partien die durch Degeneration an allen schnell herbeizuführenden Charakteristica tragen. Jedenfalls erscheint mir diese Auffassung plausibler als die umgekehrte, sonst nicht gestützte Annahme, dass bei anomalen Kulturbedingungen sich die Charakteristica der alten Organe einstellen, der ja sogar die Studien Goebel's über Rückführung der Jugendform entschieden widersprechen (Goebel I). Dieser Gegensatz im Verhalten alter und junger Zellen geht hier sogar so weit, dass bei in der oben angegebenen Weise beeinflussten Pleonosporien (die wegen der geringern Zahl höherer Verzweigungen dies besser als andere Objecte zeigen) bisweilen die mittleren Zellen des anfänglich hyponastischen Astes ihr Wachsthum derart geändert hatten, dass der Ast gerade gestreckt erschien, die letzten 2—3 Zellen aber, die jüngsten, zeigten noch hyponastische Krümmung. Bei älteren Aesten, deren Endzellen wohl kein intensives Wachsthum mehr aufwiesen, trat (an älteren Exemplaren auf grössere Strecken längs der Achse) zunächst in der Basalzelle des Astes ein neues hyponastisches Wachsthum ein (indess nur in dieser Zelle, der Rest bleibt gestreckt), das so eine stärkere Anlegung des Astes an den Stamm bedingt; in den äussersten Zellen macht sich um die gleiche Zeit aber ein epinastisches Wachsthum geltend. Diese beiden Phänomene, mit deren erstgenannten an der Basalzelle auch das Auswachsen (s. unten) zu beginnen pflegt, bewirken eine ganz beträchtliche Aenderung des Habitus, wie leicht zu verstehen ist.

Sehr ähnlich wie *Pleonosporium* verhält sich in diesen Punkten *Antithamnion cruciatum*. Auch hier bedingt Hyponastie den zusammengeneigten Wuchs der Spitzen. Da aber hierbei gewöhnlich jedes Glied der Achse ein Paar von Seitenzweigen trägt, so wird die Betrachtung weit weniger übersichtlich. Zudem schwindet hier wie meist an jedem Strahl, der Verzweigungen zu tragen anfängt, die Hyponastie bald. Berthold (III, p. 575) erwähnt Aufhebung der Hyponastie und S-förmige Krümmung als Folge zu

starker Belichtung. Es macht das hier und anderswo den Eindruck, als ob mit dem langsamer werdenden Wachsthum, wie es eben auch an sich reichlich verzweigenden Aesten der Fall ist, auch die Bevorzugung der einen oder andern Seite aufhöre (vergl. wiederum Berthold III, p. 637). Nur handelt es sich hier nicht um einen Abschluss resp. ein früheres Aufhören des Wachsthums der einen bevorzugten Seite, denn selbst die älteren Aeste besitzen hier noch z. B. intercalares Wachsthum, auf das ich einzugehen haben werde, und das durch geringe äussere Anlässe üppig entfacht werden kann (vergl. unten p. 548). Die Resultate an *Antithamnion cruc.* sind etwas zu complicirt, um eine klare Einsicht zu gestatten, sicher ist, dass in der Dunkelheit die in hellstem Lichte am stärksten hervortretende hyponastische Wachsthumsweise stark zurückgeht. Dass die aus der so überaus thätigen Basalzelle der Aeste entstehenden, nach oben gerichteten Sprosse am Grunde sehr stark hyponastisch wachsen und sich der Achse fast anlegen, ist aus Raumverhältnissen für diese „Achselsprosse“ leicht verständlich.

Dass aber die Hyponastie speciell eine Funktion der starken Beleuchtung sei, dafür spricht auch die einfache Beobachtung an *Antithamnion plumula*, dass dort die normal vorhandene epinastische Krümmung der Zweigspitzen noch verstärkt erscheint.

Bei den beiden *Antithamnion*-Arten sind die ungleiche Wachsthumsweise beider Seiten und die Abhängigkeit von der Lichtintensität reichlich vorhanden. Nur machen die complicirteren morphologischen Verhältnisse die Resultate weniger durchsichtig. Aus diesem Grunde habe ich die geringer verzweigte Form *Pleonosporium* hier vorangestellt.

Noch einfacher gestalten sich die Verhältnisse bei den *Bornetia*- und *Griffithsia*-Arten. Die erstere besitzt im normalen Zustande geradegestreckte Aeste, lediglich die Hülläste der Fruchtstände sind klauenartig eingekrümmt. Die von Hauck (p. 50) angegebene leichte Einkrümmung der Astenden ist an wirklich frischem Material selten. Das intensive Wachsthum der Pflanze aber und ihre rasche Reactionsfähigkeit lassen eine solche Veränderung sicher auch in der Natur bei ungünstigen Bedingungen schnell eintreten. Nur führt dort der Reiz so bald auch umfangreichere andere Reactionen herbei, dass sich Exemplare mit allein dem von Hauck angegebenen Merkmal nicht allzu häufig finden.

In verdunkelter Kultur traten nun an *Bornetia* an den vorher ziemlich geradegestreckten Spitzen klauenförmige Krümmungen auf,

die auf starkem hyponastischen Wachsthum der jüngsten Zellen des Astes beruhten. Nach etwa 40 Stunden berührten sich die zwei Astenden schon vollständig. Nach drei Tagen kreuzten sie sich bereits, ohne jedoch zu verwachsen. Im weiteren Verlaufe wurde aber ein Theil der Krümmung durch nachträgliches epinastisches Wachsthum wieder ausgeglichen. Nur die äussersten Zellen behielten Hyponastie. Bisweilen ging übrigens die Bevorzugung im Wachsthum der einen äussern (untern) Seite so weit, dass an den Enden schnabelförmig umgebogene Zellen entstanden (s. Fig. 11, Taf. X). Doch waren alle diese wie die weitern Resultate unklarer durch die mannigfachen Reactionen der einzelnen Zelle. Denn wie ich schon oben hervorhob, sind die Erscheinungen der Epi- und Hyponastie an Aesten Reactionen des gesammten Organismus oder wenigstens grösserer Zellcomplexe und setzen eine stärkere gegenseitige Beziehung und Beeinflussung der Zellen voraus, diese aber werden bei *Bornetia* schon verhältnissmässig früh gestört, da die Zahl der Correlationen nicht sehr gross ist.

Griffithsia opuntioides verhält sich in ihrer Wuchsform sehr ähnlich wie die vorige. Jedoch besitzt sie einige wichtige Differenzen in ihrer Reactionsfähigkeit. Ihr Wachsthum ist ein ausserordentlich langsames, alle Wachsthumsabweichungen somit ähnlich wie bei *Ant. plum.* sehr viel schwerer sichtbar. Immerhin machte sich an einer 14tägigen Kultur eine Richtungsänderung der Zweige bemerkbar. Der Wuchs der Seitensprosse pflegt sonst ein sehr straffgestreckter, der Achse anliegender zu sein, so dass der Habitus sich als ruthenförmig bezeichnen lässt. Im erwähnten Falle aber bogen die Seitenäste von der zweiten Zelle an nach unten ab in Folge epinastischen Wachsthums. Am normalen Thallus bemerkte ich weder Anzeichen von Hypo- noch solche von Epinastie.

IV. Etiolementsähnliche Erscheinungen.

Ein wesentlicher Kulturfactor, dessen Aenderung mannigfache abweichende Erscheinungen hervorbrachte, ist das Licht. Aus Berthold's Untersuchungen (II, p. 415) wissen wir, dass die grösste Zahl der Formen sich an der Schattengrenze zusammendrängt. Danach erscheint intensives zerstreutes Tageslicht als das günstigste. Ausschluss directer Besonnung vorausgesetzt, ist es dennoch sehr schwer, in der Kultur das richtige Ausmaass des Lichtes zu treffen. Selbst mit grossen Fenstern versehene Räume werden nur un-

mittelbar an den Scheiben geeignete Orte zur Kultur bieten, eine Entfernung von 1—2 m genügt für viele Formen, um in der Kultur in wenigen Tagen abnormes Wachsthum, Zerfall oder Absterben zu veranlassen. Aus diesem Grunde vermochte ich hinsichtlich der eben angedeuteten Erscheinungen mit Dunkelkulturen oft besonders schnelle Erfolge zu erhalten. Bei weitaus den meisten Formen ist der Effect derselben kein vernichtender, vielmehr ist es mir gelungen, Thalli von *Callithamnion* in vollständiger Verdunkelung mehr als 3 $^1/_2$ Monate im Zimmer zu kultiviren, eine Zeit, wie ich sie für helle Kulturen selbst nicht einmal erreicht habe. Die Reaction auf den Lichtentzug war nun, wie ich schon sagte, ein abnormes Wachsthum und zwar qualitativ wie quantitativ. Es liegt nahe, dabei an eine Etiolementserscheinung zu denken. Wenn nun auch die Florideen als assimilirende Pflanzen in ihrer Ernährung vom Lichte abhängig sind, wenn auch die in der Dunkelheit gebildeten Sprosse neben dem bedeutenden Streckungswachsthum einzelner Theile sogar eine der der etiolirten grünen Pflanzen vergleichbare blassrothe Farbe aufweisen können, so liegen doch Gründe vor, dies Phänomen anders zu betrachten als das Etiolement der grünen Pflanzen. Jedenfalls handelt es sich hier um die Wirkung eines äusseren Factors auf die morphologische Ausbildung der Organe. Diese richtet sich erstens auf vermehrte Ausgestaltung in schon eingeschlagener Richtung, z. B. stärkere Verzweigung, dann aber auch auf das Auftreten von Adventivbildungen, von Entwickelungspotenzen, die der nicht verdunkelten Pflanze abgehen. In mehrfacher Hinsicht sind solche Erscheinungen schon studirt worden. Nach Berthold (III, p. 633 ff. u. 673) wird ja der feinere Bau solcher Algen wie *Pterothamnion (Antithamnion plumula)*, *Antithamnion* etc. unmittelbar durch die Modalitäten der Beleuchtung bestimmt.

Häufig lässt sich sagen, dass mit zunehmender Beleuchtung die Häufigkeit der Verzweigung zunimmt. Auf die Scheitel von vielen Algen hat aber die Herabsetzung der Beleuchtung noch die Folge, dass sie unmittelbar zu rhizoidartigen Fäden auswachsen. Daneben ist z. B. auch Sirodot's Beobachtung zu stellen (citirt bei Pfeffer, II, p. 103), dass *Batrachospermum* bei schwacher Beleuchtung es nicht über die als *Chantransia* beschriebene Form des Vorkeims herausbringt. Ebenso entwickeln ja bekanntlich die Keimpflänzchen von *Codium* u. a. erst bei intensiver Beleuchtung ihre aufrechten Thallome aus den rhizoidartigen Keimfäden.

Desshalb resumirt Berthold (III, p. 673) dahin, dass mit dem partiellen Etiolement bei den Algen gradweise die völlige Unterdrückung der auf höhere Lichtintensitäten gestimmten Organe eintrete (vergl. auch Goebel II. p. 221). In Folge der geringen Organdifferenzirung der Algen kann sogar ein Organ höherer Lichtintensität in ein anderes niederer übergehen. Aber Goebel hebt auch l. c. hierzu die Abhängigkeit vom Zustande hervor; kräftig wachsende Sprosse gehen nicht in Rhizoiden über, wenn sie verdunkelt werden. Dass diese Eigenschaft auch den niedriger stehenden Formen und noch weit mehr zukommt, scheint mir ihre Häufigkeit bei *Ectocarpus* und *Tilopteris* im Gegensatz zu *Sphacelaria* und ihren Verwandten zu bestätigen (Magnus p. 131).

Da ich für meine Kulturen stets die kräftigsten Exemplare benutzte, so habe ich weder im Sommer (wo sonst das Material zu Degenerationen neigte) noch im Frühjahre ein Auswachsen der Spitzen zu Rhizoiden sehr häufig bemerken können. Vielmehr fand ich, ohne dass dabei das Wachsthum etwa aufhörte, die Widerstandsfähigkeit der jüngsten Theile wie immer, so auch gegen diese Störung so gross, dass sie selten reagirten.

Dass Berthold's Beobachtungen als specielle Folge der theilweisen Verdunkelung aufzufassen seien, während ich stets völligen Lichtmangel in den Kulturen (im Uebrigen aber fliessendes, stehendes, auch ständig durchlüftetes Wasser) benutzte, ist mir nicht wahrscheinlich. Nur zeigen die Differenzen unserer Beobachtungen, dass für alle solche Fragen und zwar gerade bei den Algen Zustand, Alter etc. des Materiales von ausschlaggebender Bedeutung sind.

Hierbei ist auch noch als wichtiger Punkt die Schwierigkeit einer Abgrenzung der Form heranzuziehen, so weit diese nämlich in der Systematik etwa auf quantitative Differenzen in der Verzweigung zurückgeht. So sind aus dem Kreis der berührten Ceramiaceen z. B. *Callithamnion Thuyoides* und *Pleonosporium Borreri* abwechselnd gefiedert, *Antithamnion cruciatum* dagegen besitzt meist opponirt oder zu viert wirtelig entspringende Aeste, woraus z. B. Merkmale für Varietäten geschaffen sind[1]).

Antithamnion plumula endlich weist an der Achse die opponirt gestellten Aeste, an den Seitenästen dagegen durchweg einseitige

1) Auch Harvey (p. 331) und Nägeli (p. 317) weisen auf die verwirrenden Zwischenformen *(puzzling forms)* im Genus *Callithamnion* hin.

Stellung der Verzweigungen auf, ein Merkmal von hoher Bedeutung für die Charakteristik der Form. Wie sehr nun aber eben diese Formen von den Modalitäten der Beleuchtung abhängig sind, das lassen die Degenerationen erkennen. Leiten diese, z. B. die Dunkelkulturen, eine reichere Verzweigung des Thallus ein, so äussert sich diese nicht in regellosem Austreiben der Zellen zu Adventivorganen, sondern in der Verfolgung der von der normal kultivirten Form gleichsam nicht erreichten, complicirteren Verzweigungsart lassen sie die Astanlagen an bestimmten Punkten auftreten.

So beginnen die einseitig verzweigten Thalli in opponirt gefiederte überzugehen, die opponirt gefiederten in wirtelig verzweigte etc.

Es sind das die gleichen Formen, an denen Berthold ausführliche Beobachtungen über die Wirkung des Lichtes vornahm. Jedoch bieten seine umfangreichen Untersuchungen (III) hierüber hauptsächlich den Nachweis, wie die Sprosse sich zu der Richtung des Lichtes verhalten. Ihre Stellung resultirt schliesslich aus dem Bestreben des Lichtes, „alle Verzweigungen senkrecht zu seiner Ebene zu stellen“ und der „inneren Kraft, vermöge welcher die successiven Verzweigungsebenen der aufeinander folgenden Internodien sich möglichst zu kreuzen bestreben“ (Berthold, III, p. 608). Bei dem gleichfalls untersuchten, sich einfacher verhaltenden (weil unter gleichmässigeren Bedingungen wachsenden) *Antithamnion plumula (Pterothamnion*, Berthold, III, p. 614 f.) lässt sich die Regel erkennen, dass einseitige Beleuchtung Verzweigung in einer Ebene, allseitige solche in zwei Ebenen begünstigt. Je genauer wir diese Verhältnisse aus Berthold's eingehenden Untersuchungen kennen, um so interessanter sind die Reactionen auf völligen Lichtentzug, die ich erwähnen will.

Bei *Antithamnion cruciatum* scheint mir der Verzweigungsmodus principiell nicht geändert zu sein. Während der erwachsene Thallus die Aeste „opponirt oder zu vieren wirtelig entspringend“ und diese „an der Basis opponirt, dann abwechselnd oder einseitig gefiedert“ aufweist (Hauck, p. 71), finden sich an den stark gestreckten Aesten der verdunkelten Pflanze zwar an den Spitzen relativ weniger Verzweigungen (doch ist das aus ihrem stärkeren Längenwachsthum verständlich), im übrigen aber bedeutend mehr. Die zahlreichen Möglichkeiten der Diagnose deuten schon an, dass offenbar an jeder Zelle vier Anlageorte für Aeste vorhanden sind, deren Ausnutzung eben mit der Intensität der Verzweigung wechselt.

Dies ist ein wesentliches Moment für das Verständniss der Adventivbildungen, die im übrigen für Dunkel- und Degenerationskulturen charakteristisch sind (s. Fig. 3, Taf. X).

Aehnliche Verhältnisse lassen sich bei *Antithamnion plumula* verfolgen. Nach der Hauck'schen Diagnose sind die Verzweigungsmöglichkeiten etwa dieselben wie bei *Antithamnion cruciatum.* Das Charakteristische dieser Form liegt aber darin, dass die Aeste zweiter Ordnung normal stets nur innen und einseitig gefiedert, sowie von der Mitte an epinastisch sind. Das Wachsthum dieser Alge ist aber wenig intensiv; da sie sich indess in der Kultur gut hält, so lassen sich die Reactionen an ihr unter Umständen doch gut verfolgen. Auch an ihr fand durch die Verdunkelung Steigerung der Verzweigung statt. Die Fiederästchen erster Ordnung entspringen gewöhnlich nur in einer Ebene an der Achse. Unter Einfluss äusserer schädigender Factoren stellen sich nun aber z. B. bei Verdunkelung auch in einer senkrecht zur ersten liegenden Verzweigungsebene noch paarweise am oberen Ende jedes Achsengliedes Verzweigungen ein. Ausserhalb meiner Kultur fand ich solche üppige Verzweigung sonst nur an fructificirenden Exemplaren. Dass dieser Zustand allgemein leichter zu Degenerationen neigt, ist bekannt und mir auch sonst an Algen geläufig. Es zeigten mir aber die eben erst in Fructification tretenden, nur in einer Ebene verzweigten Exemplare, dass solche Objecte noch leichter zur Bildung des viergliedrigen Wirtels veranlasst werden konnten als andere.

In all den beschriebenen Fällen handelt es sich aber nur um ausgedehntere Bildung normaler Aeste, die im Ort ihrer Anlage ein auch sonst bisweilen an der betreffenden oder nahestehenden Form sich manifestirendes Gesetz befolgen.

Auch *Callithamnion Thuyoides*, normal durch regelmässig abwechselnd wiederholte, aus allen Gliedern entspringende Fiederung charakterisirt (Hauck, p. 78), besass die in einwöchiger Dunkelkultur reichlich auftretenden, hier indess qualitativ abweichenden Sprosse stets opponirt zu den älteren normalen Sprossen angelegt.

Solche qualitative Bildungsabweichungen gaben nun in manchen Fällen ein noch viel charakteristischeres Kennzeichen der in Lichtmangel gezogenen Kulturen ab.

An den unterhalb der jüngsten Kronentheile belegenen Aesten pflegten sich bei *Antithamnion cruciatum* sehr bald in der Dunkelkultur Reactionen einzustellen, die stark an Etiolement der höheren

Pflanzen erinnern. Während an kräftig wachsenden Exemplaren und Theilen der genannten Alge, so also der Scheitelregion, die Zellen alle eine fast kugelige Form haben, wodurch der Wuchs etwas Gedrängtes bekommt, erhielten bereits nach viertägigem Lichtmangel etwa vom 5. Astpaare an die Endzellen der Seitenäste eine zugespitzte Form, die übrigen aber eine gestreckte. Und zwar war es dabei offenbar, dass die äusseren Zellen jedes Astes zuerst reagirten, sowie dass z. B. das 5. Astpaar (vom Scheitel an gezählt) erst in seinen äussersten Zellen sich beeinflusst zeigte, während die folgenden Astpaare schon deutlich verändert waren. Die Streckung der Aeste führt zunächst hier noch nicht zur Wandbildung, eine Ausnahme davon macht nur die Basalzelle des Astes. Diese ist hinsichtlich der Degeneration überhaupt ja vor den anderen ausgezeichnet, auf ihren Antheil bei der hyponastischen Stellung der Aeste ist p. 540 hingewiesen. Ausserdem giebt sie ja häufig in weiterem Verfolg der Degeneration rhizoidartigen Adventivsprossen den Ursprung, wovon p. 556 ff. die Rede sein wird. Damit hängt es auch zusammen, dass die Streckung dieser Zelle bald zur Abschnürung etwa eines Drittels gegen die Hauptachse hin führt.

Aehnliches an Etiolement erinnerndes Auswachsen der Astspitzen zeigte mir auch *Ant. plumula.* Die äussersten Zellen des Astes begannen sich zu strecken, wurden dementsprechend in der Gesammtfarbe heller und bekamen dadurch ein haarartiges Aussehen; da aber das Wachsthum ein sehr langsames ist, so braucht es sehr langer Einwirkung, um allgemein typisches Aussehen zu erhalten. Aus dem gleichen Grunde erscheinen solche etwa in der Natur durch Standortsbedingungen etiolirte Formen viel constanter und nur so kann ich mir den Zufall erklären, dass Kützing (Bd. XI, Tab. 84; 1.: *Callithamnion refractum*) und ihm folgend Hauck (p. 70, Abb. 24a: *Antithamnion plumula*) gerade von diesem, in der Kultur so selten bis zu diesem Grade degenerirenden Objecte ein Exemplar mit peitschenartigen Astspitzen abbilden. Mir ist es trotz langen Suchens nie gelungen, unter frischem Material so weit abnorme Thalli zu finden, noch in der Kultur sie zu so ausgeprägter Bildungsabweichung zu veranlassen.

In reicherem Maasse bot nun etiolirte Triebe das schneller wachsende *Call. Thuyoides.* In einer 5 Tage alten Dunkelkultur waren häufig die Spitzen der Achsen selbst ausgewachsen, d. h. ihr Streckungswachsthum stark erhöht, die Zellen länger als gewöhnlich und chromatophorenärmer. Dementsprechend blieb die

Verzweigung, die sonst soweit Schritt mit dem Wachsthum der Achse hielt, dass nur 3—4 Zellen ohne Astanlage am Scheitel sichtbar waren, beträchtlich zurück. Analog verhielten sich die Spitzen der Aeste höherer Ordnung.

Etwas anders als die genannte Dunkelkultur verhielt sich eine aus gleichem Material gleichzeitig angesetzte in gelbem Licht (Senebier'sche Kaliumbichromatglocke). Solche Kulturen benutzte ich (I, p. 360), wie s. Z. bei *Dasya*, für die Degenerations- und Zerfallserscheinungen aus dem Grunde, weil die Assimilation der Objecte dabei nicht gehindert, aber durch Ausschluss der violetten Strahlen sicher das Wachsthum nicht normal erhalten wird. Hier war nun in der That das Wachsthum ein beträchtlich stärkeres gewesen. In gleicher Zeit wie oben (5 Tage) hatten einzelne der neugebildeten Aeste wohl das 4—5fache der Länge der andern erreicht; verhielten sich aber bezüglich ihres Anlageortes ganz entsprechend. Die opponirte Anlage der neuen war dabei so ausgesprochen, dass sie auch bei den in Ausnahmefällen nicht in der Ebene des Thallus angelegten Aesten genau opponirt, also gleichfalls aus der Ebene fallend angelegt wurden. In Folge des üppigeren Wachsthums in dieser Kultur machte sich aber ein Einfluss auch schon an der Hauptachse geltend; die oberste Partie leistete hier wie immer starken Widerstand, aber etwa 10 Zellen unter dem Scheitel hatte die Achse sich bedeutend gestreckt und intercalar getheilt. Dieses sozusagen zwischen die kleine, normal aussehende Krone und den mit Adventivbildungen sich besetzenden Theil eingeschobene Achsenstück wies aber auch Seitenäste von der oben beschriebenen etiolirten Bildung auf, jedoch nicht gleich im Paar angelegt, sondern an den oberen Zellenden abwechselnd opponirt. Dieses Verhalten erläutert deutlich die gesetzliche Folge, in der die einzelne Zelle ihre astartigen Anlagen disponirt. Dem complicirteren morphologischen Bau entsprechend ist die Zahl der Correlationen hier bedeutend genug, um auch bei gestörten Aussenbedingungen ihre Wirkung in der symmetrischen Disposition der Neuanlagen unter den Nachbarzellen erkennen zu lassen.

Pleonosporium Borreri, das, wie oben erwähnt, hinsichtlich der Zweigstellung, also Bevorzugung im Wachsthum der einen Seite, eine so typische Reaction aufwies, verhielt sich gegen die Verdunkelung hierin anders als die eben behandelten Formen. Ein Auswachsen der Spitzen zu etiolirten Trieben fand nicht sehr häufig und erst relativ spät statt (nach drei Wochen in der Dunkelkultur).

Ausserordentlich schnell trat aber am gleichen Orte (oft in 24 Stunden), aber auch in anderweitig veränderten Kulturbedingungen als erste Reaction die tonnenförmige Auftreibung der Zellen ein. Diese Erscheinungen erwähnt Berthold (III, p. 668) für *Antithamnion*, wo ich selbst sie nie sah. Er erklärt sie als Folge der „Stauung, welche bei der Hemmung des normalen Abflusses der Nahrungsstoffe nach dem Scheitel durch Herabsetzung der Wachsthumsenergie des letzteren durch das Licht eintritt“. Etwas Aehnliches in Kulturen erwähnt derselbe Autor für *Chaetophora-* und *Draparnaldia*-Zellen (Berthold, I, p. 191).

Bei *Pleonosporium* war diese Erscheinung sehr häufig, aber nicht lang andauernd und nicht an allen Zellen gleichartig (s. Fig. 6, Taf. X). Nach Berthold's Annahme ist die Auftreibung eine physikalische Erscheinung, eine gewaltsame Dehnung der Zellwand. Damit stimmt gut überein, dass sich nur an den ein beiderseits gleichmässiges Wachsthum der Wand besitzenden Zellen wirklich symmetrische Tonnenform herstellt, an den epi- und hyponastisch im Wachsthum ungleichmässigen dagegen sich stets die convexe d. h. im Wachsthum bevorzugte Seite stärker ausstülpt als die gegenüberliegende. Aus diesem Verhalten aber Rückschlüsse auf die Vertheilung des ungleichen Wachsthums auf die einzelnen Zellen zu ziehen, dürfte oft deshalb schwer sein, weil unter den gleichen Einflüssen, die die Auftreibungen der Zellen bedingen, ja auch die Richtung der Aeste, ihre Hypo- oder Epinastie geändert wird (s. oben). Ich wollte nur hier darauf hingewiesen haben, wie sich die ungleichartige Auftreibung erklärt. Der angegebene Grund ist umso wahrscheinlicher, als die einseitige Hervorwölbung einer Zelle sehr häufig zu Auswüchsen führte. Die Zelle erhielt auf diese Weise eine schnabelförmige Gestalt (s. Fig. 8, Taf. X). Meist befindet sich dieser Fortsatz der Zelle am oberen Zellende. Sehr häufig gliedert er sich durch eine Zellwand von der Zelle des Astes ab. Dann ist sein weiteres Schicksal ein verschiedenes. Entweder wurde eine seitlich dem Ast eng ansitzende, stark mit Plasma und Chromatophoren gefüllte kugelförmige Zelle daraus, die an manche Monosporen oder Reservestoffzellen erinnerte. Doch habe ich ihr Schicksal nicht verfolgt. Oder aber es kam zur Bildung von Zellen normaler Form, die das Aussehen von seitlichen Aestchen besassen, in der spätern Entwicklung aber zurückblieben.

Dass diese Ausstülpungen sich am oberen Zellende einstellten, steht in völligem Einklang mit dem oben Gesagten, indem die

Achse, danach auch der grösseren Zweige eine Querwand [illegible]
Und zwar geschah dies an den Zellen meist vor der [illegible]
Erst nach erfolgter Theilung setzte das Längenwachsthum ein. [illegible]
ergaben sich Stadien, in denen die Zellen der Achse [illegible]
satze zu ihren sonstigen Grössenverhältnissen alle [illegible]
schienen.

Die gleiche Art [illegible]
thamnion [illegible]
auch sonst degenerirendem Materiale. [illegible]
der Querwandbildung [illegible]
Es ging in jedem Falle [illegible]
phoren voraus, [illegible]
Randpartien [illegible]

In [illegible]

[illegible]

schnürung und Querschnittsverkleinerung ein. Hier aber kam es später doch öfter noch zu völliger Ausbildung der Wand, mit deren Fertigstellung dann auch die Einschnürung etwas zurückging.

Im Anschluss hieran seien nun noch eine Anzahl von Wandbildungsvorgängen unter ähnlichen Bedingungen erwähnt, die keinerlei Streckung der Achsen bewirken oder einleiten können und insofern aus dem Rahmen des Etiolements noch mehr heraustreten.

In verschiedenen Degenerationskulturen fanden sich, z. B. reichlich bei *Antithamnion cruciatum* (s. Fig. 7, Taf. X), ausserdem auch bei *Callithamnion Thuyoides* (s. Fig. 4), im Plasma der Achsenzellen Verdichtungen, die Anfangs in Balkenform, dann als wandartige Bildungen den Zellraum durchsetzten und in verschiedensten Ebenen eine Kammerung herbeiführten[1]).

Mit Congoroth ergaben diese Massen im Plasma die gleiche Färbung wie die Membran der Zelle, auch kam auf diesem Wege in einzelnen Fällen wirklich Querwandbildung zu Stande. Vermittels Heben und Senken des Tubus liessen sich im mikroskopischen Bilde die Dimensionen dieser Bildungen, so auch ihre schiefe Lage u. a. genau feststellen. In langen Zellen begann sich das Plasma zuerst auf einer oder mehreren Längslinien zu verdichten, zu denen sich dann andere quer oder schräg anordneten. Oft erfolgte dies an vielen Zellen nebeneinander, oft nur an einzelnen. Ich will noch hervorheben, dass es sich nicht im geringsten um Absterbeerscheinungen des Protoplasten handeln kann, die Objecte wuchsen weiter und liessen sich ebenso lange kultiviren wie solche, die des Phänomens entbehrten.

Es ist nicht zu verkennen, dass die Zellen, an denen gabelige Verzweigung stattfand, besonders zu dieser Bildung neigten. In solchen Zellen kam es in mehreren beobachteten Fällen zur Bildung einer unter dem Gabelungswinkel ansetzenden Längswand, ja auch zur Theilung dieser Zelle in 3 oder 4 Zellen ohne erhebliche Grössenzunahme (s. Fig. 4, Taf. X). Einmal fand ich eine entsprechende Längswand auch an einer Gabelungszelle eines monosiphonen Astes von *Dasya*, doch erstreckte sie sich nur auf etwa die halbe Länge in die Zelle herein.

Hier ebenso wie bei *Callithamnion* und *Antithamnion* bedeutet das „Zelligwerden" des sonst eingliedrigen Fadens principiell sehr

1) Die Plasmabalken, deren Bildung Haberlandt (p. 15) bei Kultur isolirter Drüsenhaare von *Pulmonaria* erwähnt, sind wohl vielleicht schon Absterbeerscheinungen.

viel. Eine Nebeneinanderordnung von Zellen kommt nie bei diesen Thallis (bei *Dasya* wenigstens nicht an diesem Theil und in dieser Weise) sonst vor. Der Faden aus gleichen Gliedern, die mit ihren schmaleren Querwänden einander aufsitzen, ist ein wesentliches Charakteristicum dieser Formen.

Ein weiteres und namentlich ein über den Rahmen der Mutterzelle hinausgehendes Wachsthum war in den beschriebenen Fällen an den Tochterzellen nicht zu bemerken. Dagegen scheinen *Bornetia* und *Griffithsia* sich anders zu verhalten.

An *Griffithsia Schousboei* stellten sich in zweitägiger Degenerationskultur ganz ähnliche Erscheinungen ein wie bei *Antithamnion* etc. Es war das eine von andern etwas abweichende Kultur; nämlich in einem sehr engen Gläschen, das etwa 18 ccm Wasser und 1 ccm Luft enthielt. Da die Kultur sehr ruhig stand, trat der sonst bei *Griff. Sch.* nicht zu vermeidende, durch Ungunst der Kultur hervorgerufene, aber erst durch mechanische Störungen (Wasserbewegung) zur Erscheinung gebrachte Zerfall nicht ein, statt dessen bemerkte ich neben der unverkennbar beginnenden Abschnürung der Zellen von einander an ihren Ecken auffällige Membranverdickungen, sowie die Bildung von Balken und halben Wänden im Protoplasma.

An einem andern degenerirenden Exemplar von *Griff. Schousboei* (aus der ebenfalls nicht zerfallenen Schüttelkultur s. p. 535) fand Wandbildung unter der Gabelungsstelle statt wie bei *Dasya*. Ausser diesen kamen aber an *Bornetia* auch noch Wandbildungen vor, auf die ein Auswachsen der Tochterzelle folgte. Im Uebrigen pflegen hier Adventiv- und andere Sprosse zuerst durch eine Plasma- und Chromatophorenansammlung (vergl. Strasburger, p. 60), danach durch Vorstülpung kenntlich zu werden, und erst, wenn diese eine gewisse Grösse erreicht hat, tritt ihre Abscheidung von der Mutterzelle durch eine Wandbildung ein (s. Fig. 18, Taf. X). In einer Degenerationskultur fand ich nun aber die hier allgemein in erster Linie an den Zellenden sich einstellende Sprossbildung mit der Wandbildung einsetzen. Durch ihre Anlage wurde die Ecke der Zelle in mehreren Fällen zu einer Kegelform abgeschnitten und erst dann begann sich deren Aussenwand aus der Ebene der Mutterzellwand herauszuwölben u. s. w. Der Ausdruck Ecke bezieht sich genau genommen nur auf das Bild in der seitlichen Aufsicht; da die Zellen mehr oder weniger cylindrisch sind, ist die Wand natürlich eine gebogene.

Auf diese Weise konnten typische Adventivsprosse entstehen.

Diese letzten Beobachtungen sprechen wohl dafür, dass allgemein in derartigen Wandbildungen Vorstadien der Adventivsprosse zu sehen sind. Das sich häufig aber so weit von deren Ausbildungsweise entfernende Verhalten der Wände in Orientirung u. a. dürfte eine neue schon auf diesem frühen Stadium einsetzende Degeneration sein. Ob man unter diesem Gesichtspunkte auch hier analog Winkler's Vorgehen (II, p. 98) bei der Zelltheilung in der Mutterzelle von einer „Furchung“ sprechen will, ist Sache der specielleren Definition dieses Begriffes. Sicher ist, dass je weniger wir die anzulegenden Sprosse zur Entfaltung kommen sehen, wir desto mehr genöthigt sind, eigene Thätigkeit der einzelnen Zelle in diesen Processen zu sehen. So kommt es auch, dass bei dem morphologisch höheren Material (*Antithamnion* und Verwandte) ich den ausgebildeten Adventivsprossen nie ähnliche Erscheinungen vorangehen, andererseits aber auch auf die Wandbildungsvorgänge nicht die Sprossbildung folgen sah. In gleicher Weise ist die gesammte Erscheinung bei den einfacheren Formen (*Griffithsia, Bornetia*) entsprechend der grösseren Selbständigkeit der Zelle häufiger.

V. Adventivbildungen und Verwachsungen.

Im Anschluss an die etiolementsähnlichen Erscheinungen sei auch noch anderer Adventivbildungen gedacht, die unter ähnlichen Bedingungen auftreten, und deren Vergleich mit den eben beschriebenen dazu dienen wird, den ersteren den Charakter der Etiolementserscheinungen noch mehr zu entziehen. Für die complicirteren der betrachteten Formen sind die Adventivsprossungen z. B. schon oben rücksichtlich ihrer Stellung an der Achse erwähnt. Auch der als Anlageort noch weiter sehr wichtigen Basalzelle der Seitenäste ist gelegentlich gedacht worden[1]), bevor wir aber auf diese und andere Adventivsprossungen eingehen, verdient die Frage der Differenz zwischen Rhizoid oder Rhizin und Ast (oder Blatt) bei unsern Algen einige Erörterungen. Wie alle Florideen besitzen sie an ihren basalen Partien leicht erkennbare wurzelartige Organe, die vorzugsweise die Pflanze am Substrate festhalten. Sie sind bei den Formen, deren Thallus sich nicht über das Niveau des ein-

1) Diese Zelle wird gelegentlich als bevorzugter Anlageort von Adventivsprossen erwähnt (z. B. Falkenberg, p. 75, ferner Reinke, p. 171, Fig. 121, u. a.).

fachen Gliederfadens erhebt, vor diesem nur durch die Länge ihrer Zellen und ihren geringen Chromatophorengehalt ausgezeichnet. Dazu kommt aber in den meisten Fällen (und dies als wesentlicher Unterschied von etiolierten Trieben wie den oben beschriebenen) noch ihre stark gebogene, geschlängelte Form, die in unverkennbarem Gegensatze zu der starreren der Sprosse steht. Dass solche Unterschiede zwischen „Wurzel“ und „Spross“ auch schon bei Algen Berechtigung haben, obwohl sie sich so oft zu verwischen scheinen, das hat übrigens die Kenntniss der Keimung gelehrt, bei der aufs deutlichste schon bei der ersten Zelltheilung diese Trennung sich bemerkbar machen kann (vergl. Tobler II, p. 8)[1].

Unter den „Adventivbildungen“ werden wir häufig solchen begegnen, die rhizoidartigen Charakter tragen. Aber es muss auch darauf hingewiesen werden, dass schon normaler Weise Rhizoiden aus andern Thallusstellen als etwa der unmittelbaren Basis entspringen. Schon an jungen Pflänzchen pflegen zur nöthigen Befestigung am Substrate Rhizoiden auch aus den Zellen über der Basalzelle des Stämmchens zu entstehen und zwar in diesem Falle, obwohl die betreffenden Zellen keine Aeste zu tragen pflegen, aus dem untern Ende der Zellen. Sodann aber neigt auch normaler Weise bei Algen verschiedener Art die Basalzelle der Seitenäste zur Entsendung nach unten wachsender rhizoidartiger Sprosse (für *Draparnaldia* vergl. Chodat, p. 313). Deren reichliches Auftreten und Wachsthum führt zur sogenannten Berindung des Gliederfadens und damit zur Entstehung eines durch Verwachsung von Rhizoidzellen untereinander und mit der Achse sich bildenden Pseudogewebes. Diese Berindung dient in den Diagnosen (z. B. bei *Callithamnion*-Arten) als Merkmal. Ich halte sie dafür| für gänzlich ungeeignet, da sie, wie auch Hauck (p. 75 ff.) bisweilen angiebt, an alten Thallis in den Basalpartien auftreten kann, vor allem aber da sie sich sehr häufig in den Degenerationskulturen an ihrer sonst entbehrenden Formen einzustellen pflegt. Dass sie an den Basaltheilen älterer buschiger Thalli sich zeigt, könnte ebenso wie das rasche Auftreten in Dunkelkulturen, als eine durch Lichtmangel begünstigte Production von Rhizoiden angesehen werden; indess fand sich diese Erscheinung analog den

1) Ueber die Rhizoidbildung an grünen Algen sind wir gut unterrichtet. Danach besitzen (vergl. Borge) die sämmtlichen Zellen gewisser grüner Fadenalgen die Fähigkeit, Rhizoiden zu entsenden, wenn die Zelle Endzelle wird oder in ihre Nähe rückt (vergl. auch Chodat, p. 52 ff.).

Etiolementsphänomenen auch im Lichte an Thallis, die anderweitig sich in ungünstiger Kultur befanden.

Die Entstehungsweise der Berindungsschicht ist in der Regel so, dass aus dem Grunde der Basilarglieder der Aeste ein oder mehrere Fäden entspringen, die nach unten wachsend sich verzweigen und sich dem Stämmchen anlegen (Nägeli, p. 331). So bilden sie eine scheinbare Rinde. Auf ihre deutliche Identität mit den Ausläufern hat Nägeli in seinen morphologischen Studien hingewiesen. Ebenda spielt zwar das Moment der Berindung in der Systematik der Callithamnien keine wesentliche Rolle, aber es ist ein in seiner Veränderung bei den Gattungen interessanter Punkt. *Eucallithamnion* (Nägeli, p. 331) besitzt in den meisten Arten typische Berindung, *Dasythamnion* (p. 336) an allen Berindungsfäden, aus deren obersten Gliedern Aeste entspringen. *Pleonosporium* bildet nach Nägeli (p. 340) aus dem Basilarglied der Aeste zwar noch einzelne Fäden, die gegliedert und verzweigt abwärts wachsen, ohne aber sich an die Achse anzulegen und zu verschmelzen. Doch besitzen sie noch die Eigenthümlichkeit, sich zuweilen auf einen andern Ast mit ihrem Ende festzusetzen. Diese u. a. Angaben deuten schon auf den Charakter der Berindung als einen sehr variabeln und offenbar stark durch äussere Factoren zu beeinflussenden hin.

Ausführlich untersuchte ich nun *Pleonosporium Borreri* daraufhin. Es ist allgemein, dass ältere Thalli in der basalen Partie die von Nägeli beschriebenen Fäden aufweisen. In der verdunkelten Kultur junger der Erscheinung gänzlich entbehrender Exemplare traten aber schon nach 2—3 Tagen stets die Anfänge davon auf; allerdings auch hier von der Basis aus an der Achse heraufschreitend. Nach 4 Tagen hatten die Berindungsfäden verschiedentlich schon die Länge des Achsengliedes, über dem sie inserirt waren, überschritten, oft schon sogar die Hälfte des folgenden; sie bestanden aus etwa 6—10 Zellen, die an Grösse beträchtlich hinter der Ursprungszelle zurückstanden, besassen aber fast den gleichen Chromatophorengehalt wie diese. In ihrem Verlaufe folgten sie in der Hauptsache der Achse, krümmten sich auch über sie fort, ohne sich aber anzulegen. Auch zeigten sie schon Verzweigungen. Nach 2—3 Wochen entsprach das Bild durchaus dem von Nägeli für alte Thalli gegebenen, wie ich es auch selbst an Material aus der Detrituszone oder besonders ungünstigen Standorten (z. B. Höhleneingängen) fand. Es waren weiter bald aus der Basalzelle des Seitenastes noch mehr (im ganzen bis 3) Berindungsfäden ent-

sprossen, es traten ebensolche auch aus der nächsten Zelle des Astes hervor, ausserdem aber fingen die Fäden an mit ihrem Ende sich auf die unter jenen liegenden Aeste festzuheften. Diese Festheftung geschah oft unter fast scheibenartiger Verbreiterung der Endzelle. Mit der Anheftung hörte aber das Wachsthum des Fadens nicht auf, die Folge seines fortgesetzten intercalaren, auch mit Zelltheilung verbundenen Wachsthums war dann starke Krümmung und Windung; unter Umständen auch Verzweigung, erneutes Anheften etc. Aber in der Dunkelkultur kam auch Anlegung an die Achse vor, ein Vorgang, der noch mehr an die wirkliche Berindung erinnert, allerdings danach erneutes Wachsthum des Fadens, getrennt von ihr. Immerhin können die Fäden einen wenn auch lockeren Mantelfilz um die Achse bilden. Auf den Vorgang der Verwachsung selbst werde ich noch einzugehen haben, da diese in den Degenerationskulturen an verschiedenen Thallustheilen sich vorzufinden pflegt (s. p. 561 f.).

Hier sei nur noch erwähnt, dass bei Beginn der Dunkelkultur und des Entstehens der Berindungsfäden am untern Thallustheile die Verwachsungen sich erst bei beträchtlicher Länge der Fäden einstellen, dass aber die nach einiger Zeit (also bei längerer Einwirkung der Dunkelheit) in den höheren Partien entstehenden diese Neigung relativ früher, d. h. schon bei geringerer Länge, zeigten.

Ungefähr ebenso wie *Pleonosporium* kann sich *Callithamnion Thuyoides* verhalten; zu bemerken ist dafür nur, dass hier normaler Weise jedes Basalglied eines Seitenastes schon einen solchen höherer Ordnung auf seiner inneren (oberen) Seite trägt. Nach 2—3 Tagen Verdunkelung trat derselbe Bildungsvorgang wie bei *Pleonosporium* ein. Die späteren Verwachsungen der nicht auffällig chromatophorenarmen Berindungsfäden finden, wie leicht verständlich, häufig mit den ihnen sozusagen entgegenwachsenden Aestchen aus der Basalzelle des nächst tieferen Astes statt.

Wie in den anderen Reactionen, so zeigte auch in dem Eintritt der Berindungsfadenbildung *Ant. plumula* eine viel schwächere Aeusserung. An den Basalzellen der Aeste fanden sich auch nach längerer Kultur (4—6 Wochen) im Dunkeln keinerlei Spuren von der Entstehung solcher Fäden. Dagegen wurden (wie p. 545 f. ausgeführt) neue, im übrigen normale, Sprosse gebildet. Und an diesen fand ich mehrfach die Basalzelle zu einem sich auf die Achse auflegenden Berindungsfaden auswachsend. Dieser Fall wirft ein interessantes Licht auf Differenzen zwischen verschiedenen

Altersstadien und unter verschiedenen Bedingungen erwachsenen Thallustheilen bezüglich ihrer Reactionsfähigkeit.

Antithamnion cruciatum beobachtete ein abweichendes Verhalten. Berindungsfäden oder ähnliches habe ich an ihm nie gesehen. Wohl aber konnten auch hier im Verlaufe der Degeneration die Basalzellen der Aeste zu Adventivbildungen veranlasst werden. Wenn diese in einzelnen Fällen (in 8—14 tägiger Kultur in gelbem Lichte oder in anomalem frischen Materiale) auch rhizoidähnlich waren (schwach gefärbt, mit sehr langen Zellen), so verliefen sie nicht in der Richtung der Achse, sondern standen unter 60—70° von ihr ab. Die Folge davon schien nicht selten ein stärkeres Anlegen des betreffenden Astes, aus dessen Basalzelle sie entsprangen, an die Achse zu sein, eine förmliche Knickung über der Basis, oft innerhalb der Basalzelle selbst und dann auch etwa begleitet von der oben erwähnten Theilung oder Wandbildung. Einen etwas anderen und leichter zu durchschauenden Charakter trägt die gleiche Erscheinung, wenn sie sich an liegenden Thallusstücken (bei *Ant. cruc.* nicht selten) zeigt. Der etwa auf die Unterseite zu liegen gekommene Ast pflegt in solchem Falle sich so zu biegen, dass er parallel dem opponirten nach oben wächst. Dann entstehen zunächst aus seiner dadurch ebenfalls oft geknickten oder wenigstens stark gebogenen Basalzelle ein oder mehrere Rhizoiden, kurze Zeit danach auch aus der des opponirten in seiner Stellung durch das Niederlegen der Achse nicht beeinflussten Aestchens.

Hier können mehrere Rhizoiden der Basalzelle entspringen, dasselbe kommt aber auch an aufrechten, degenerirenden Thallis vor; je kräftiger sich aber hier diese Adventivsprosse entwickeln, desto undeutlicher wird ihr rhizoidartiger Charakter, oft überholen sie an Wachsthum den Ast, aus dessen Basalzelle sie kommen, ohne dabei zu etiolirten Trieben zu werden. Ja, während der Ast zurückbleibt und dann fast nur wie eine Art Achselspross der Adventiväste aussieht, schreiten sie zur Verzweigung oder zur Anlage der von Berthold als Reservestoffzellen beschriebenen, in ihrer Bedeutung aber noch unklaren weissen Bläschen, sodass sie im wesentlichen den Habitus von Zweigen erhalten.

Viel mannigfaltiger, aber auch schwerer übersichtlich sind die zahlreichen Adventivbildungen ähnlicher Art bei *Griffithsia* und *Bornetia*. Ihr Charakter wird oft um so schwerer kenntlich, als entsprechend dem hier oft rasch eintretenden Zerfall des Thallus

in seine Zellen sich an diesem Reproductionserscheinungen bemerkbar machen, die oft auch, noch vor dem Zerfall selbst beginnend, das Bild der Adventivbildungen unklar machen können. Indess werden wir sehen, dass sie mit diesen mehr oder weniger in Art und Weise ihrer Anlage sich decken.

Aus den oben gegebenen Notizen über Kultur etc. wird hervorgehen, dass sehr wohl am gleichen Objecte ganz verschiedene Intensitäten in der Degeneration vorkommen können. Hier aber, wo in ihrem Verlauf früher oder später der Zerfall des Thallus eintritt, ist das von grosser Bedeutung, denn nur bei langsamer, namentlich weniger schnell zum Zerfall führender Degeneration ist es möglich, dass Adventivbildungen an den Gliedern des Zellfadens und die für sie auf gewissem Stadium charakteristischen Verwachsungen auftreten.

Es ist hierbei nicht zu verkennen, dass mit der Degeneration eine intensive Entwickelung von Neuanlagen beginnt. Sie setzt vorzüglich an den Zellenden ein, wie das die durch starken Zuwachs und nicht allzu schnelle Desarticulation ausgezeichnete *Bornetia* demonstrirte. Anlagen von Adventivsprossen (in ihrem Aussehen übrigens denen der normalen gleichend) finden sich namentlich am oberen Zellende, dort schliesslich oft den ganzen Umfang der Zelle bedeckend. Später finden sie sich aber auch am unteren Ende und endlich auch in der Zellmitte. In ihrer Anlage sind sie bei *Bornetia* fast immer ausgesprochene Astsprosse, ebenso wie normal angelegte können sie aber in ihrer Entwickelung mehr den Charakter von Rhizoiden annehmen. Auch an grünen Algen ist bekannt, dass Rhizoiden in Kulturen (wobei deren Ungunst vorausgesetzt ist) vorzugsweise am unteren Zellende entstehen, bei gesteigerter Degeneration und niederer Form aber auch an anderen Stellen (vergl. Berthold, I, p. 182 und Chodat, p. 53). In einigen wenigen Fällen konnte ich an einem sehr langsam degenerirenden Thallus am unteren Zellende typisch rhizoidartige Fäden hervorsprossen sehen. Sie waren auch ausgesprochen nach abwärts gerichtet, während das Gegentheil von den später oft gedrängt am oberen Zellende hervorbrechenden Sprossen gilt. Neben diesen Sprossen sind aber auch noch jene anders als die normalen entstehenden Anlagen zu nennen, deren bei der Zellbildung in den Fadengliedern schon gedacht werden musste. Bei ihnen ist nämlich die Zellwand, die den Spross abschliesst, das Erste, erst danach tritt Vorwölbung ein, im Gegensatz zu dem sonstigen Ursprung

von Aesten. Solche Bildungen kamen ausschliesslich angelehnt an die Querwände des *Bornetia*-Thallus vor. Auffallend war dabei aber noch, dass oft die Nachbarzellen gleiche Zellen abscheiden, die dann unmittelbar nebeneinander zu liegen kommen und bei Beginn der Hervorwölbung sich gemeinsam erheben. Auf diese Weise entstehen Sprossanlagen, die unmittelbar den Querwänden aufsitzen und erst bei genauerem Zusehen sich als zweizellig erweisen. Ich bin mir hierüber nicht klar geworden, da ich spätere Stadien davon nicht kenne. Auch die erste Anlage der an diesen Stellen freilich nicht auf der Querwand inserirten Hüllästchen der Sporangien ist nicht bekannt, ein Zusammenhang damit indess nicht ausgeschlossen.

Von den vielfachen anderen Bildungsabweichungen in einzelnen Fällen, den immer wieder überraschenden und schwer zu verstehenden Abnormitäten, zu denen das intensive Wachsthum der gestaltungsreichen *Bornetia* führt, sei hier nur noch auf die Fälle hingewiesen, wo die typische Wandbildung am Scheitel geändert wird. Die regelrechte Dichotomie der *Bornetia*-Fäden pflegt mit Anlage einer schräg (etwa unter 45° geneigt) stehenden Wand einzusetzen, auf die gleichmässige Vorwölbung von Mutter- und Tochterzelle folgt. An degenerirenden Exemplaren dagegen kann diese Entwickelung ganz ungleich erfolgen: z. B. in Folge starker Hyponastie die Tochterzelle sich über die Mutterzelle fortbiegen, sodass stark umgebogene Spitzen entstehen. Ueberhaupt sind Hypo- oder Epinastie an diesen Thallustheilen wie sonst und anfangs auch an denselben Stellen und in derselben Weise wie am normalen Thallus vorhanden, doch fehlt sozusagen ihre Regulirung, Beschränkung und rechtzeitiges Ende. Solche umgebogenen Spitzen eines noch zusammenhängenden Thallus verhalten sich im allgemeinen ganz anders als Zellen aus dem Faden, die Adventivbildungen aufweisen, oder gar als reproducirende und isolirte Glieder. Sie entbehren z. B. häufig der Wandbildung, auch kommen unfertige Wände in ihnen vor. Nach Art ihrer Entstehung noch normal angelegt, an dem jüngsten also, wie ich öfter hervorhob, widerstandsfähigsten Theile des degenerirenden Thallus inserirt, sind sie offenbar ganz anderen Bedingungen unterworfen, als die anderen genannten, die noch im Zusammenhang des Thallus schon ihr Eigenwachsthum in intensivem Grade entfalten können.

Ehe wir zu den Bildungen der einzelnen Zelle übergehen, möge noch im besonderen der Verwachsungen im Thallus gedacht

sein. Sie zeigten sich zuerst an normalen Seitensprossen, die in Folge starker Hyponastie sich der Achse zuneigten und mit ihr verwuchsen. Ihre im übrigen ja schwach verjüngte Spitze wies in diesem Falle eine plattenförmige Erweiterung auf. Bei der durch Hyponastie zu Stande kommenden Scheerenbildung am dichotomen Zweigende (s. p. 542) habe ich das Gleiche nicht gesehen. Wenn aber, wie bisweilen, nach der stattgefundenen Kreuzung der beiden hyponastischen Aeste ihre Wachsthumsrichtung wieder umschlug, und sie sich aufs neue einander näherten, so sah ich hier einige Male Verwachsung (s. Fig. 11, Taf. X). Dies besagt nichts weiter, als dass die Neigung zur Verwachsung im Thallus einem späteren Stadium der Degeneration entspricht. Um diese Zeit fand sie nämlich auch sonst zwischen zufällig einander genäherten Aesten weniger nahen Ursprungs statt.

Meist gewährt eine solche Verwachsung das Bild, dass ein Ast mit einer solchen bisweilen auch als Zelle abgegliederten, fussartigen Verbreiterung einem andern Thallusstück aufsitzt. Dort aber wird offenbar die Stelle, an der dies geschieht, gleichfalls zum Wachsthum angeregt. Nicht selten sieht man so von dem zweiten Thallusstück aus sich eine Papille ganz von der Form einer Sprossanlage erheben, sodass nur an der Form der Zellen und ihrer Gallerthülle die Stelle deutlich bleibt, an der sich Zellen verschiedener Herkunft berühren, dass übrigens wirklich die Berührung des Astes durch einen andern den ersteren zum Wachsthum reizt, zeigte auf sehr frühem Stadium ein Bild, bei dem die Gallerthüllen schon ziemlich fest einander aufsassen (sie bringen vermöge ihrer Consistenz und klebrigen Beschaffenheit wohl auch die erste Anheftung zu Stande), die Endzelle des Astes dagegen noch ihre deutliche Abrundung aufwies und ihr gegenüber die gleichfalls ganz runde Papille des fremden Thallus steht. In beiden ist starke Plasma- und Chromatophorenansammlung bemerkbar (vergl. Tobler, IV, p. 297). Uebrigens ist auch dieser Fall (den man morphologisch mit der Copulation von *Spirogyra* vergleichen könnte) nicht der einzige von solchen frühen Stadien, den ich beobachten konnte. Ueber andere, in denen an der Berührungsstelle eines Astes mit einem andern auf dem letzteren sich eine Sprosspapille zeigte, will [illegible] nicht entscheiden, da sie sich noch nicht als dauernd verbunden [illegible]sen. Auch Bitter (p. 212) spricht beim Zustandekommen [illegible]etzartigen Verwachsung von *Microdictyon* von Anziehung der [illegible]e des Thallus aufeinander und Schnallenbildung.

Ausser sich fernerstehenden Thallustheilen bei *Bornetia* konnten aber auch Adventivsprosse an Nachbarzellen oder sogar an ein und derselben Zelle verwachsen. Solche Bildungen erinnerten in der That an die Schnallenbildungen im Mycel von Schimmelpilzen.

Die p. 558 u. f. anlässlich der Berindung erwähnten Verwachsungen am Thallus bei *Pleonosporium* u. a. sind ganz den hier detallirter erkennbaren analog, auch hier kommen solche Papillen am „angegriffenen" Aste vor, die einen von dem sich anheftenden Ast ausgehenden Wachsthumsreiz andeuten.

VI. Zerfall.

Ueber die Erscheinung des Zerfalls eines Algenthallus habe ich die Literatur früher schon zusammengetragen (vergl. Tobler, I, p. 358 und II, p. 3). Ich habe ihn an fast allen in den Bereich der Degenerationsstudien gezogenen Formen beobachten können, nur nach Verlauf verschiedener Zeiträume und nicht immer mit dem gleichen z. B. für *Dasya* angegebenen günstigen Resultate für die Erhaltung der Pflanze.

Es lässt sich allgemein, wie ich vorausschicken will, sagen, dass, je weitergehend die übrigen Wachsthumserscheinungen als Reactionen auf Ungunst der Kultur auftreten, je typischer z. B. sich Etiolementserscheinungen finden, desto später tritt eine Auflösung des Zellverbandes ein. Dagegen lassen sich die Stufen dieser Zerfallserscheinungen nicht ebenso ohne weiteres an den Grad der morphologischen Differenzirung knüpfen, sodass etwa mit geringerer Differenzirung der Zerfall schneller einträte. Wie nämlich das Beispiel von *Dasya* und sich ähnlich verhaltenden *Polysiphonia*-Arten zeigt, compliciren sich noch innerhalb der allgemein einfach organisirten Algen die Verhältnisse insofern, als mit dem Ueberschreiten einer gewissen Grenze der morphologischen Ausbildung, wie es oben bei *Dasya* wohl durch die beginnende Gewebedifferenzirung, den mehrzelligen Querschnitt etc., sowie namentlich das langsamere Wachsthum und seine grössere Beschränkung auf die jüngsten Theile geschieht, die Reactionsfähigkeit auf dem Wege der Neubildungen am Thallus, auch die Anpassungsfähigkeit an abnorme Bedingungen bei Vermehrung der Correlationen geringer werden muss.

Ein interessantes Verhalten, das geeignet ist, diese Verhältnisse zu beleuchten, wiesen drei nahe verwandte Ceramiaceen auf: *Griffithsia Schousboei*, *Bornetia secundiflora (Griff. sec.)* und *Griffithsia opuntioides*.

Die erste der drei besitzt einen unberindeten einfachen Faden. Ihre Zellen sind stark gerundet, fast kugelig. Die älteren sind am oberen Ende fast 1 ½ mal so breit als am unteren, die Mitte oft schwach eingeschnürt. Die Form der Zellen bringt es mit sich, dass die Berührungsfläche ausserordentlich gering ist. Bisweilen wiesen die Zellbasen an ihrer Berührungsstelle mit der im Faden darunter liegenden Zelle eine starke Verdünnung auf, mit deren ⅓—¼ des durchschnittlichen Zellquerschnittes betragenden Fläche sie der andern Zelle aufsassen. Es wäre indess nicht ausgeschlossen, dass auch dies nur eine pathologische Erscheinung (ein Beginn des Zerfalles?) wäre, da ich sie nicht immer antraf. Der stets sehr rasch eintretende Zerfall erlaubte nicht, Beobachtungen über das Tempo des Wachsthums der intacten Thalli zu machen.

Bei dieser Alge pflegten alle Kulturen bald zu zerfallen. Dunkelkulturen, die sich indess schlecht hielten, am 2. und 3. Tage. Helle Kulturen längstens nach einer Woche. Der Zerfall geht ungleichmässig vor sich. Weder unter den jüngsten Gliedern noch unter den allerältesten wird der Zusammenhang zuerst gelöst, vielmehr meist bei mittleren Stadien und zwar an den Stellen der Verzweigung. Bei den älteren dürfte die Gallerthülle zu stark sein. Die jüngsten Zellen fallen oft einzeln ab, der Rest eines an einer Verzweigungsstelle abgetrennten Astes bleibt oft noch zusammenhängend. Die älteren in Dunkelkulturen nicht gleich zerfallenden Thallusstücke büssen ihr Wachsthum ein und gehen bald zu Grunde.

Es ist sicher, dass der Zerfall selbst durch physikalische Momente, Bewegung des Wassers, Berührung mit Fremdkörpern u. a. herbeigeführt wird, doch muss ihm die Lockerung des Verbandes vorangehen. So kann es kommen, dass unter besonderen Umständen, bei geringerer Wasserbewegung, der Zerfall ein unvollkommener ist, der vorher geradlinig gestreckte Gliederfaden erscheint dann zickzackförmig gebogen. Dass in diesem Falle nur eben die Gallerthülle die Fadenglieder noch zusammenhält, ergiebt sich auch daraus, dass die einzelnen Zellen sich in dieser Lage gerade so verhalten, als ob sie völlig gelöst wären, und in ihr typisches Eigenwachsthum eintreten, das höchstens durch mecha-

nische oder ähnliche sich aus der geringeren Trennung der Zellen ergebende Umstände modificirt wurde.

Jedenfalls war bei dieser *Griffithsia* der Zerfall die erste deutliche Reaction auf Ungunst der Kultur. Wenn unter besonders günstigen Bedingungen ein Object sich in der Kultur unzerfallen hielt, so wies es keinerlei Bildungsabweichungen auf, schien auch kein lebhaftes Wachsthum zu besitzen. Dass dies äusserst gesteigert wurde, werden wir bei Betrachtung der dem Zerfall folgenden Neubildungen erkennen. Dieser Beobachtung entspricht es vollkommen, dass ich in der Detrituszone (s. p. 532) nie degenerirte Thallusstücke dieser Alge fand, ganz im Gegensatze zu der sonst oft mit ihr vergesellschafteten folgenden.

Anders verhielt sich *Bornetia secundiflora (Griff. secundiflora)*, die in ihrem Thallusaufbau der *Griffithsia Schousboei* und der unten zu nennenden *Gr. opuntioides* sehr ähnelt und die lediglich Differenzen in der Stellung der Fortpflanzungsorgane zu einer eigenen Gattung erhoben haben. Sie unterscheidet sich von *Gr. Schousboei* äusserlich durch die mehr cylindrische Form ihrer Zellen, bei denen mit der geringeren Abschnürung der Glieder von einander die Berührungsfläche zwischen diesen relativ viel grösser ist. Die älteren Zellen sind am oberen Ende verdickt, sodass bei den dichotome Verzweigung tragenden Zellen oft der obere Querdurchmesser das Doppelte des unteren betragen kann. Die Zellen sind hier ungewöhnlich gross, 3—4 mm lang und 1 mm breit. Die Zweige stehen ziemlich steif und sind fester als die der *Griffithsia Schousboei*, ihr Wachsthum scheint ein mässiges, indess noch zu beobachtendes zu sein.

Dunkelkulturen der *Bornetia* oder Kulturen in gelbem Lichte waren nach drei Wochen zum Theil in Fäden oder einzelne Zellen zerfallen, der Rest aber unzerfallen, noch lebend und im Wachsthum begriffen. In heller Kultur endlich waren oft nach 6—8 Wochen die Thalli unzerfallen, indess stark degenerirt. Einzelne Ausnahmen traten vorzüglich durch Absterben einzelner Zellen ein. Diese Erscheinung, die wir bei andern Formen wiederkehren sehen werden, ist eine Form des Zerfalls, die zwar auch auf Selbstständigkeit und Eigenwachsthum der Zelle deutet, indess doch ein erschwertes, mit Verlust verknüpftes Eintreten der Reaction bezeichnet, die noch dazu eigentlich nur eine indirecte ist. Auch hier kann es sich ereignen, dass nach Lösung der Correlationen zwischen Theilen des Organismus durch Tod eines Fadengliedes

die beiden Nachbarn der abgestorbenen noch durch die ziemlich steifen Zell- und Gallertreste verbunden bleiben. Dann finden die gleichen Vernarbungs- und Wundreactionen an den freigewordenen Zellen statt, auch gefolgt von Wachsthumserscheinungen, wie sie an den gänzlich isolirten Stellen auftreten würden.

Bei dem steifen Wuchs der Thalli der *Bornetia* kann Wasserbewegung oder dergl. einen nennenswerthen Einfluss auf die Trennung der Theile von einander haben.

Das Verhalten der *Bornetia* steigert sich nun im weiteren Gegensatze zu *Gr. Schousboei* noch bei *Griffithsia opuntioides*. Auch bei dieser Ceramiacee haben wir einen einfachen Gliederfaden. Die Zellen sind indess cylindrisch und wenn an den Querwänden hier und da schwach eingeschnürt, so doch ganz gleichmässig an beiden Zellenden aussehend. Auch hier ist dichotome Verzweigung häufig, und die im Gegensatz zu der sonst recht ähnlichen blassrothen *Bornetia* dunkler gefärbten Aeste ganz steif, glashart und etwas stahlglänzend. Die Zellen sind auch etwas kleiner als bei *Bornetia*, das Wachsthum an den Kulturen auch bei wenig degenerirenden ein sehr träges. Hier habe ich nun an mehr wie zweimonatlichen Kulturen, im Dunkeln und im Hellen, nie Zerfall des Thallus beobachten können. Nach 3—4 Wochen trat in Gestalt von Wachsthumsanomalien eine erste geringe Reaction an den hellen Kulturen ein. Im Dunkeln dagegen waren auch nach zwei Monaten noch keinerlei Bildungsabweichungen, wohl überhaupt kaum Neubildungen eingetreten, da hier das Wachsthum noch langsamer war.

Wenn hier ein Zerfall nicht beobachtet wurde, so liessen sich doch künstlich isolirte Zellen kultiviren und zeigten in viel langsamerem Eintritt ähnliche Reactionen wie die *Bornetia*.

Unter den drei eben betrachteten, nahe verwandten Formen sehen wir eine deutliche Verschiedenheit: der Zerfall tritt bei der letztgenannten am schwersten resp. in zwei Monaten ohne mechanische Verletzung garnicht ein. Dieses Object besitzt aber auch das langsamste Wachsthum. Dementsprechend ist natürlich auch der scheinbare oder thatsächliche Widerstand gegen äussere Beeinflussung geringer. Alle unter solchem Einfluss angelegten oder bei Beginn des äusseren Reizes schon (vielleicht noch nicht sichtbar) angelegten Bildungen brauchen längere Zeit, bis sie kenntlich werden, die letzteren scheinen zudem (wie auch sonst jugendliche normal angelegte Organe) erst von einem bestimmten, hier natürlich

späteren Entwickelungsstadium an zu reagiren. Die intensiver wachsende *Bornetia* gestattet in der gleichen Kulturzeit (die aus mannigfachen Gründen nicht über 2—3 Monate ausgedehnt werden kann, wie es zur Beobachtung der *Gr. opuntioides* wünschenswerth wäre) die Beobachtung eines an den unzerfallenen Thallustheilen eintretenden abnormen Wachsthums. *Gr. Schousboei* endlich, bei der der Zerfall als erste Reaction eintritt, liefert darum hierfür kein Beobachtungsmaterial. Auf andere aus dem Zeitpunkt des Zerfalls im Zusammenhang mit Wachsthumserscheinungen an den isolirten Zellen sich ergebende Folgerungen werde ich noch eingehen.

Hier seien nun noch die Zerfallserscheinungen an anderen Formen betrachtet, die zum grössten Theil an Material aus der Detrituszone gemacht wurden.

Das oben erwähnte *Pleonosporium Borreri* leitete in den Dunkelkulturen nach sechs Wochen, in hellen Kulturen unter besonderen Umständen an einzelnen Theilen eine Art Zerfall ein (s. Fig. 2, Taf. X). Jedoch war dieser nur durch Absterben einzelner Gliederzellen veranlasst. An den dadurch frei werdenden Nachbarzellen traten häufig ähnliche Erscheinungen, wie ich sie bei *Bornetia* und *Gr. Schousboei* beschrieben habe, auf (Tobler, IV: Plasma- und Chromatophorenansammlung, auch echte Vernarbung). Fast immer aber traten an den freien Enden zunächst in die todte Hülle der alten Zelle hinein Prolificationen auf, wie ich sie für *Dasya*-Keimlinge erwähnt habe (I, p. 363), und wie sie den von de Wildemann (p. 6) an *Trentepohlia* beobachteten Reproductionen entsprechen. Bisweilen trat so ein fast vollkommener Ersatz der Lücke des Zellfadens ein, bisweilen auch ein späterer Zerfall an der Stelle der todten Zelle und so die Isolirung eines Gliedes oder eines kleineren Zellcomplexes, die dann auswuchsen, ganz ähnlich wie die Thallusstücke bei *Dasya*. Uebrigens weist der Zerfallsprocess gerade bei *Pleonosporium* allerlei Erscheinungen auf, wie z. B. sie dem bei *Bornetia* (s. p. 565 f.) erwähnten nicht zukommen. Wenn auch in beiden Fällen der Zerfallsvorgang ein indirecter, d. h. durch Absterben einzelner Glieder hervorgerufener ist, so muss doch hervorgehoben werden, dass bei *Pleonosporium* darnach an den durch Zellreste noch verbundenen Gliedern das Eigenwachsthum der Zelle auf eine Reproduction des Fadens hinzielt, diese in einzelnen Fällen auch erreicht. Davon habe ich an *Bornetia* nichts gesehen. Hier führte der Tod einer Zelle bald

die wirkliche Trennung herbei und dann wuchs die Zelle oder das Fadenstück isolirt weiter.

Eine weitere Besonderheit stellt folgender Fall vor. Bei Eintritt starker Hypo- oder Epinastie an den Aesten von *Pleonosporium* trat, wie oben erwähnt, das bevorzugte Wachsthum einer Seite an einzelnen Zellen besonders stark auf, sodass sozusagen in ihnen ein Knick, eine erhebliche Richtungsänderung der Längsachse der Astglieder erfolgte. Der Eindruck eines förmlichen Bruches im Aste wurde nun verstärkt durch die nicht seltene Zertheilung des Protoplasten in der betreffenden Zelle (s. Fig. 5, Taf. X). Es kam nicht etwa zu einer Querwandbildung, sondern zu einer Zweitheilung des Zellinhaltes. Die beiden sich gegen die Zellenden etwas contrahirenden und in der Mitte abrundenden Plasmatheile befolgten dann einen deutlichen Vernarbungsprocess, wie ich ihn bei *Bornetia* beschrieb. Daran schloss sich meist Lösung des Fadens an dieser Stelle.

Aber auch bei dem sonst stattfindenden Zerfall des *Pleonosporium*-Fadens brauchte nicht immer ein Absterben und Ausfall einzelner Glieder zu erfolgen. Mehrfach sah ich auch in gestreckten Gliederfäden die Plasmamasse einzelner Glieder in der Mitte sich trennen und die Theile gegen die Nachbarzellen sich zurückziehend in Vernarbung treten (s. Fig. 1, Taf. X). Später kam es dann etwa zur Desarticulation und zum Auswachsen der Vernarbungsstellen. In manchen Fadenpartien trat dies Phänomen an jeder zweiten Zelle ein. Es entstanden auf diese Weise Complexe von einer vollständigen Zelle mit je einem Zellstumpfe an der Schmalwand und an beiden konnten Prolificationen sich einstellen.

Callithamnion Thuyoides verhielt sich in vielem ähnlich dem vorigen Object, bei ihm gestattete aber der letztgenannte Fall des Zerfalles noch die Beobachtung früherer Stadien. Darnach beginnt er mit Ansammlung von Plasma und Chromatophoren an den Zellenden, wodurch allmählich die Mitte fast farblos wird; dann tritt die Vernarbung der Enden ein. Dieser ganze Process ist besonders merkwürdig im Vergleich mit dem anlässlich der Wachsthumsphänomene der Zelle zu erörternden, intercalaren Wachsthum der Achsen.

Eine Trennung ohne Zellverlust, sondern lediglich durch Abrundung der Querwände und ihre Verstärkung zeigte *Callithamnion Thuyoides* häufig an den Verzweigungsstellen. So fielen kürzere oder längere Aeste an ihrer Basis von der Achse ab und konnten

abgetrennt dann daselbst auswachsen. Isolirte Zellen sind aber im allgemeinen bei dieser Form viel seltener als bei *Pleonosporium* und die Lebens- und Entwickelungsfähigkeit der durch den obigen Zerfall gebildeten Theile eine geringere.

Call. granulatum endlich zeigte zwar in ungünstiger Kultur einen Zerfall insoweit, als häufig die jungen Endzellen abgeworfen und die freiwerdenden Querwände erheblich verdickt wurden. Aber weder blieben die abgetrennten Zellen am Leben, noch traten an den freigewordenen Zellenden Prolificationen auf, selbst wenn die Kulturobjecte noch Wochen lang lebendig blieben.

So lassen sich die Desarticulationsphänomene an den *Callithamnion* und Verwandten durch die Beobachtung verbinden, dass die Fähigkeit der Einzelexistenz der Zelle mit der höheren morphologischen Differenzirung abnimmt. Denn zweifellos ist *Pleonosporium*, an dem, wie hier noch angefügt sei, auch zeitlich der Eintritt der fraglichen Reactionen viel schneller erfolgt, von diesen Formen die einfachste, und dementsprechend ist die Entwickelungsfähigkeit der Theile des in seiner Einheit gestörten Thallus eine relativ grössere. Deren Richtung geht bei den erheblichen Desarticulationen an *Pleonosporium* bisweilen noch auf Reproduction der alten Form, oft aber weist das Glied in seinem Wachsthum auch jeden Zusammenhang mit der Gesammtheit ab und verhält sich, selbst noch durch Membranreste mit ihr verbunden, nicht anders als isolirt. Bei *Call. Thuyoides* isoliren sich vorzugsweise nur Zellcomplexe, Aeste, und wachsen dann an der Basis aus (bez. der Polarität s. p. 575 f.), die Lebensfähigkeit ist hier erst mit einer gewissen Zellzahl in erheblichem Maasse gegeben. *Call. granulatum* endlich, als höchst ausgebildete der drei Formen, vermag seinen Thallus zwar durch Abstossen der abgestorbenen Zellen zu sichern, doch fehlt sogar den im Verbande mit der Gesammtheit befindlichen Zellen die Fähigkeit der Neubildung.

VII. Reproduction.

An den Zerfall schliessen sich nun die Vorgänge der Thallusreproduction an, die aber gleichzeitig in engster Beziehung zu den Adventivbildungen und anderen Wachsthumsanomalien am degenerirenden, unzerfallenen Thallus stehen, zum Theil ja auch bei ungleichmässigem Eintritt des Zerfalles an dem verbleibenden Thallusrest auftreten.

Adventivbildungen bei Degenerationen, Reproductionserscheinungen an verletzten oder freigelegten Thallusstellen, sowie jegliche Bildung an isolirten Zellen (vor allem aber dann, wenn diese Bildungen Charaktere der Adventivbildungen tragen) haben das Gemeinsame, dass in ihnen Zellen oder wenigstens Zelltheile zum Wachsthum veranlasst werden, die dessen sonst in diesem Stadium des Alters oder an diesem Punkte entbehren. Bei seinen Kulturversuchen mit isolirten Pflanzenzellen hat Haberlandt (p. 9 ff.) die Möglichkeiten discutirt, die die Zellen das abgeschlossene Wachsthum wieder aufzunehmen veranlassen können. Wenn auch an meinen Objecten die Erscheinungen entsprechend mannigfaltiger sind, so sind doch und mit überraschender Wahrscheinlichkeit auch hier in der Hauptsache nicht neue Reize, sondern Aufhebung des von der Verbindung der Zellen ausgehenden Hemmungsreizes dafür heranzuziehen. Hemmungsreize allerdings sind dann im weitesten Sinne nicht rein mechanisch zu begreifen. Denn im Gegensatz zu Haberlandt's und Winkler's (III) Kulturversuchen, handelt es sich bei mir erstens um Zellen von viel niedereren Pflanzen, ja nicht einmal aus Gewebecomplexen, sondern nur aus Zellfäden entnommene, sodann kommt aber die Reaction ja auch, wie vorausgeschickt sei, nicht allein in Vergrösserung der Zelle (Haberlandt) oder in seltenen Theilungen (Winkler) zum Ausdruck, sondern es handelt sich um mannigfache über das Stadium der Einzelzelle hinaus sich erstreckende Bildungsvorgänge.

Der Grund aber, aus dem die Vorgänge in meinen Versuchen in paralleler Betrachtung mit denen der gen. Autoren beleuchtet werden müssen, lässt sich doppelt bezeichnen. Die Zellen aus einem morphologisch in sich charakterisirten Gewebe einer höheren Pflanze weichen erstens durch die in der Organisation einer solchen begründeten Factoren von denen fadenförmiger Algen ab. Deshalb werden solche Zellen in viel erheblicherem Maasse durch die isolirte Kultur gestört. Andererseits aber enthalten sie eben in Folge der im einzelnen weitgehenden Differenzirung der Gewebe und Zellgruppen einer höheren Pflanze auch wieder viel weniger Entwickelungsfähigkeiten in sich, während die morphologische Gleichwerthigkeit der Zellen eines Gliederfadens neben der geringeren Störung durch die Isolirung auch noch eine grössere Zahl von Entwickelungsmöglichkeiten zulässt.

Hier sind denn auch die Hemmungen nicht in der Hauptsache mechanische wie bei in einen Zellverband eingeschlossenen

Zellen, sondern es sind die unbekannten Beziehungen zwischen nebeneinanderliegenden Zellen, die sogar hier schon den Theilen Beschränkungen auferlegen. Sie bestimmen das, was man auch an diesem einfachsten Falle als Habitus bezeichnen kann, indem sie zwar auch oft das Wachsthum anderer als der äussersten und jüngsten Zellen zur Geltung kommen lassen, aber es in bestimmte Bahnen lenken. Diese Factoren, zu deren Erforschung wir uns wohl bewusst sind, durch Heranziehung des treffenden Ausdrucks Correlationen noch nichts beizutragen, werden uns überhaupt allein auf dem Wege ihrer Störung bekannt. Sie treten allgemein zu Tage in der mit ihrer Gesammtheit geradezu gleichbedeutenden „Induction specifischer Gestaltung durch innere Factoren", einen Ausdruck, den Herbst (p. 721 ff.) als zweckmässige Ergänzung zu Pfeffer's Induction specifischer Gestaltung durch äussere Reize schuf. Mit der Erkenntniss einer solchen, wenn auch unsicher umschriebenen Gruppe wie der Correlationen ist aber die Auffassung und gar causale Erkenntniss aller Reize und Reactionen erheblich schwieriger geworden. Denn auch kein äusserer Reiz kann bei exacter Auffassung und Annahme eines solchen inneren Systems ohne secundäres Eingreifen innerer Factoren wirkend gedacht werden. Aus diesem Grunde wird aber der Herbst'sche Begriff der Alterationen, der Störungen des Systems, ein so weiter, dass sich schliesslich mit fortschreitender Kenntniss der Correlationen eines Organismus kaum mehr ein nicht darunter zu fassender Reizvorgang finden könnte.

Wohl aber bleibt die Alteration ein willkommener Sammelausdruck für alle Fälle, in denen äussere Factoren keine genügende Erklärung geben und wir deshalb uns zur Annahme unsichtbarer Einflüsse im System des Organismus flüchten müssen.

Immerhin aber setzt die Möglichkeit der Alterationserscheinungen doch sicher ein Minimum von Correlationen d. h. eine gewisse Ausbildung des Organismus voraus. Wenn nun eine derartige geringere Arbeitstheilung nicht für alle einschlägigen Fragen Vortheile bietet (z. B. nicht bei der Untersuchung einzelner Functionen, da „bei Specialisirung eines Organs für eine Function die dieser Function dienstbare Reaction ungetrübter hervortritt" (Pfeffer, I, p. 29), so ist das doch unverkennbar, wo es sich um Auslösung von Wachsthumsvorgängen handelt (vergl. Pfeffer, II, p. 195 ff.). Denn wenn wir von der längst begründeten Annahme ausgehen, dass jeder Organismus mehr Anlagen zu Organen ausbildet, als er

ohne Störung d. h. eben vermöge der Selbstregulirung zu entfalten pflegt (vergl. Goebel, II, p. 36 und 178), so werden uns solche unter abweichenden Bedingungen bei Störung der Correlationen zur Entwickelung kommenden Wachsthumsanlagen viel übersichtlicher erscheinen und eher in ihrer Causalität einem Verständniss zugänglich sein, wo die Differenzirung äusserlich eine so geringe ist, wie bei unseren Objecten, und doch die Wachsthumsmodificationen hinreichend zahlreich und auffallend sind.

Damit wollen wir nun den an den Zerfall verschiedenster Form sich anschliessenden Bildungserscheinungen näher treten, die ich unter dem Begriff der Reproduction nach Pfeffer (II, p. 204) zusammenfasse. Doch will ich darauf nicht allzu viel Gewicht legen. Denn abgesehen von sehr dehnbaren Begriffen wie Regeneration bei Goebel (II, p. 30 f.) oder bei Hertwig (Bd. II, p. 179) setzen alle Unterscheidungen auf diesem Gebiete an den pflanzlichen Organismen eine Differenzirung wirklich functionell unterschiedener Organe voraus, die unseren Objecten abgeht. Von einer echten Regeneration im Sinne Driesch's (p. 48 und 49) kann, wie meist auch bei höheren Pflanzen, nicht die Rede sein. Der Hauptgrund, warum die Ausführungen dieses Autors hier nicht heranzuziehen sind, ist neben dem Mangel „einer eigensten Specifität“, die die am Ort der Entnahme eintretende Bildung ersetzen soll (was in Driesch's Worten dasselbe wie oben besagt), das nicht ausgesprochen begrenzte Wachsthum unserer Objecte.

Bei dem Beginn des Zerfalls, dem Zustand, den ich kurz als halben Zerfall bezeichnen will, treten nun zunächst neue Bildungen an den freigelegten, oft durch Vorwölbung in Folge der Wegnahme des Nachbargliedes ausgezeichneten Zellen auf. An ihnen ist es auffällig, dass nur geringes Wachsthum stattzufinden scheint, so lange sie noch mit dem Thallus verbunden sind. So bildeten derartige freigewordene obere Zellenden bei *Griffithsia Schousboei* einzelne sehr dünne rhizoidartige, aber schwach wachsende Fäden aus. Doch sind das seltene Fälle gewesen. Sowie aber bei weiter gehendem Zerfalle auch diese Zellen frei wurden, so trat auch an den oberen Enden intensiveres Wachsthum auf. Immer aber folgte es zeitlich an den isolirten Zellen auf das der Rhizoiden an den unteren Enden. Aehnlich sahen die Bildungen an vernarbten Zellenden von *Bornetia* und *Griffithsia Schousboei* aus, soweit sie das obere Zellende betrafen (Tobler, IV, p. 295 ff.).

Diese verhielten sich beim selben Zerfall, z. B. an abgefallenen grösseren Aesten (Zellcomplexen von 20—30 Zellen) von vornherein anders. Bei *Griffithsia Schousboei*, die überhaupt ja das intensivste Wachsthum zeigte, begann schnell an ihrem freigewordenen Ende eine Production von neuen Anlagen. Aus diesen gingen stets anfangs typische Sprosse hervor (oft an einer Basalzelle bis zu 6), die aber nach Bildung von 1—3 Zellen normaler Länge und Farbe in Rhizoiden übergingen, schmäler, heller, beweglicher wurden und längere Zellen bildeten (s. Fig. 9, Taf. X). Dass die Anlagen schon anfangs beträchtlich schmäler als die Zellen des normalen Thallus sind, gilt von allen Adventiv- und Neubildungen. In einigen wenigen Fällen erfolgte diese nachträgliche Umwandlung nur an einigen Sprossanlagen, während andere den Sprosscharakter beibehielten (s. Fig. 12, Taf. X). Dagegen fehlt an diesem Objecte jede Beobachtung, dass in den genannten Fällen am basalen Ende eines Zellcomplexes lediglich Sprosse entstanden wären. Die Polarität kommt also mehr oder weniger zum Ausdruck.

Daneben stellen wir nun die Beobachtungen an *Bornetia secundiflora*, die im Vergleich mit *Griffithsia Schousboei* langsameres Wachsthum und langsameren Zerfall besitzt. An ihren freiwerdenden oberen Zellenden kommen bisweilen wieder neue Astbildungen und zwar an Stelle der abgefallenen Zellen vor, öfter aber tritt auch keinerlei Wachsthumsphänomen auf. An ihren freiwerdenden Basalenden grösserer Zweige dagegen finden sehr mannigfache Reactionen statt. Bei sehr grossen Zellcomplexen (Aesten von 20—30 Zellen) kommt es häufig nur zu einem Abschluss auf dem Wege einer Vernarbung (vergl. Tobler, IV).

Bei kleineren Complexen kam es nun zu den gleichen Bildungen wie bei *Griffithsia Schousboei*; entweder nur zur Rhizoidbildung (ziemlich selten und dann nur bei etwas grösserer Zellzahl), oder zur Rhizoid- und diese überragender Sprossbildung, oder endlich, bei kleinen Complexen (3—5 Zellen) in der Regel nur zur Sprossbildung (s. Fig. 15, Taf. X). In diesem Falle war die Polarität völlig aufgehoben. Dies zeigte sich im weiteren darin, dass an den Sprossen am Basalende ebenfalls Astbildung und zwar an ihrem im Sinne des alten Thallus unteren Zellende auftrat. Diese Aeste entwickelten sich, schräg, im Sinne des alten Thallus abwärts, das heisst im spitzen Winkel zu ihrer Achse wachsend, normal. In einzelnen Fällen fand an ihnen noch nach einigen Zellbildungen Umwandlung in Rhizoiden statt.

In den meisten Stücken stimmt hiermit *Griff. phyllamphora* überein, an der ich aber nur wenige Beobachtungen machte. Da ihre Zellen in Form etc. zwar *Bornetia* sehr ähneln, aber viel zarter und hinfälliger sind, so gehen bei ihrem Zerfall viel mehr Glieder verloren, wodurch die Untersuchung erschwert wird.

Griff. opuntioides endlich tritt garnicht oder sehr schwer in Zerfall ein. Ihr Wachsthum ist ein sehr langsames. Durch Absterben einzelner Glieder werden aber auf natürlichem Wege bisweilen einzelne Aeste frei. An den freigewordenen oberen Zellenden findet meist keine Neubildung statt; wo ich solche bemerkte, waren es stets normale an Stelle der alten tretende Sprosse. Die basalen Enden freier Aeste auch grösserer Zellcomplexe (da die Thalli im ganzen weniger Zellen haben, waren es nur solche von etwa 15 Zellen) proliferirten und wuchsen ohne jede Polarität aus (s. Fig. 13, Taf. X).

Hieran will ich nun gleich die Beobachtungen an isolirten Zellen derselben Objecte anfügen, da sie mit den eben erwähnten Erscheinungen in Parallele gestellt werden müssen. Hierbei sehe ich von einzelnen Abweichungen verschiedenster Art ab. Wie überall, so sagen, bei solange in Kultur gehaltenen Objecten wie diesen selbstgezogenen Pflänzchen aus isolirten Zellen, nur die Bildungen etwas aus, die in relativer Menge auftreten. Zudem wäre noch zu erwähnen, was sich bei Betrachtung der Differenz von Rhizoid oder Spross als beachtenswerth erweist, dass meine gelegentlichen Erfahrungen mir die Abhängigkeit der Rhizoidbildung von der Art des Substrates, der Bewegung des Wassers u. a. deutlich vor Augen führten. Doch haben solche gelegentlichen Wahrnehmungen physiologisch natürlich nicht den Werth des bewusst angestellten Experimentes.

Bei *Griff. Schousboei* war fast jede isolirte Zelle lebensfähig. Sie wuchs ohne vorherige Grössenzunahme in weniger als 24 Stunden am basalen Ende zu Rhizoiden aus. Darnach stellte sich auch Wachsthum am anderen Ende ein, an dem ein oder mehrere sich auch verzweigende schlanke Sprosse entstanden (s. Fig. 16, Taf. X). Ich erzielte so Pflänzchen von mehr wie 1 Dtzd. Zellen. Bisweilen entstanden auch Seitensprosse. Fälle, in denen namentlich an stark abgerundeten Zellen anfänglich beiderseits Rhizoiden entsprangen, gehören nicht zu den Unicis, doch kam es oft später noch zum Ausdruck der Polarität. Alle älteren, also länglicheren (birnförmigen) Zellen wiesen gleich zuerst strenge Polarität auf.

Bei *Bornetia* lässt sich zunächst als Haupterscheinung feststellen, dass die überhaupt schwerer lebensfähigen isolirten Zellen geringere Deutlichkeit in der Frage der Polarität zeigen. Sie sind mit neuen Anlagen oft an beiden Enden zahlreich versehen (s. Fig. 10 und 17, Taf. X), die in ihrer Entwickelung meist sich den Sprossen nähern. Echte Rhizoiden sind an ihnen sogar selten. Die sämmtlichen Sprosse unterliegen aber schon auf sehr frühen Stadien einer so ausgiebigen Umwandlung zu Abnormitäten, ferner den Verwachsungen und anderen Einflüssen der Kultur, dass ihre fernere Entwickelung unklar wird. Complexe von 2—4 Zellen dagegen sind charakterisirt durch unzweideutiges Auswachsen ohne Polarität. Grössere wachsen bisweilen zu Rhizoiden aus, meist aber vernarben sie, ohne weitere Wachsthumsprocesse einzugehen.

Der Fall liegt hier also so, dass die Polarität sowohl wie das Bildungsvermögen an Wundflächen von der Zahl der Zellen abhängig erscheint: Bei grösseren Zellverbänden kommt die Polarität voll zur Geltung, bei isolirten Zellen aber überwiegt hier das auch sonst sehr starke Eigenwachsthum der Zelle jede polare Anlage. Aus dem sich widerstrebenden Auftreten dieser beiden inneren Factoren erklärt sich das schwankende Verhalten des Objectes. Sowie aber an einem kleinen Zellcomplex die Sprossung zwar in Richtung der alten Achse (also nicht dem Eigenwachsthum der betroffenen Zelle allein unterliegend), aber ohne Polarität erfolgt ist, so kommen lange nicht soviel Anlagen an jener Zelle zur Entwickelung, als an einem regellos, weder polar noch exact antipolar ausgewachsenen Thallusreste, d. h. es werden doch durch „Wechselwirkungen im Organismus" potentielle Fähigkeiten unterdrückt (Pfeffer, II, p. 160). Doch sind diese Einflüsse nicht stark genug, um der Polarität zum Ausdrucke zu verhelfen.

Fügen wir hierzu endlich noch einige Beobachtungen an künstlich isolirten Zellen von *Griff. opuntioides*, so findet sich, analog ihrem Verhalten in der oben betrachteten ersten Vergleichsreihe der letztgenannten Formen, dass solche Zellen im Falle des Auswachsens der Polarität entbehren (s. Fig. 14, Taf. X). Die Erscheinung wird hier deshalb deutlich, weil der Pflanze im übrigen die Fähigkeit zu Adventivbildungen abgeht.

Was endlich noch die aus dem Zerfall bei *Pleonosporium*, *Antithamnion plumula* und Verwandten hervorgehenden Zellcomplexe angeht, so ist bei ihnen die Entscheidung zwischen Rhizoid und Spross sehr viel schwerer. Alle an ihnen auftretenden Bil-

dungen sind sehr zart und dünn und auch sichere Sprosse gehen in der Kultur schnell in fädig-geschlängelte Zellreihen über. Noch bleibt aber als Charakteristicum Zelllänge und Art der Verzweigung heranzuziehen. Und darnach muss ich mein Urtheil dahin abgeben, dass an grösseren Zellcomplexen (20—30 Zellen) die Polarität nicht vorhanden ist. Ihre Basalzelle wächst zu einem Sprosse aus, bei dem an den im Sinne des alten Thallus unteren Zellenden Seitenäste auftreten. Bei kleinen Zellcomplexen (von 3—6 Zellen) dagegen fand ich Polarität ausgeprägt. Hier, wie ja auch für *Griffithsia Schousboei* erwähnt (s. p. 574), war die Polarität sicherer und häufiger an älteren Thalluszellen ausgeprägt. Diese Erscheinung ist an und für sich unerwartet, da wir nach Vöchting (citirt und recapitulirt bei Morgan, p. 71 ff.) annahmen, dass die Kraft oder die Kräfte, die den polaren Gegensatz bestimmen, energischer und deutlicher bei jungen Theilen auftreten.

Für *Dasya* endlich habe ich ja die aus dem Zerfall hervorgehenden Gebilde (Tobler, I, p. 362) schon beschrieben[1]). Meist sind es, wie ich dort ausführte, wenig charakteristische Gebilde, unregelmässig wachsende und verwachsende Zellfäden, aus denen aber schliesslich ausgesprochene Stammsprosse hervorgehen. Während also nach dem dort Erwähnten der Neubildung einer Pflanze aus isolirten Zellen ein prothallusartiges Stadium vorangeht, habe ich aber auch davon abweichende Fälle beobachtet. Auch hier bilden isolirte Zellen sich bisweilen mit strenger Polarität weiter aus, Complexe dagegen von 4 Zellen und mehr sah ich streng ohne Polarität auswachsen, Beobachtungen, die sich denen an *Pleonosporium* etc. anreihen lassen.

Die Beobachtungen über Reproduction an sämmtlichen behandelten Formen lassen sich in Kürze in folgende Sätze zusammenfassen:

1. Je grösser die Selbstständigkeit der einzelnen Zellen des Thallus und ihr reproductives Vermögen ist, desto ausgesprochener kommt auch die Polarität zur Geltung.

Hierbei ist zu beachten, dass Selbstständigkeit der Zelle mit Mangel an Correlationen zwischen den Theilen des Thallus gleich-

1) Oltmanns (II, p. 53) erwähnt „Stecklinge" von *Polysiphonia nigrescens* und ihre strenge Polarität. Da es sich um zerschnittene Thalli handelt, so decken sich diese Zellcomplexe wohl mit den von mir als grösseren bezeichneten.

bedeutend ist. Die Annahme ihres Vorhandenseins oder Fehlens dürfen wir mit Recht von dem Auftreten gewisser Degenerationserscheinungen, die sie voraussetzen, abhängig machen. Das sind viele der anlässlich des Etiolements oben beschriebenen Wachsthumsvorgänge, wie auch die für den „Habitus" so wichtigen Richtungsmodificationen der Gliederfäden (Hypo- und Epinastie). Das ist das Moment, das die Reproductions- und anderen hier beschriebenen Bildungen verbindet. So verstehen wir es, dass die complicirteren Formen wie die *Callithamnion granulatum*, *Antithamnion plumula* wenig oder garnicht zerfallen und reproduciren. Complicationen treten natürlich durch Momente ein, wie geringere Consistenz der Gallerte und ähnliches. Ich denke aber, dass auch ohne Anfügung und Erklärung der so aufstossenden Einschränkungen der obigen Sätze ein Beitrag zum Verständniss des Baues und der Wachsthumsphänomene sich ergeben kann.

2. Das Reproductionsvermögen ist abhängig von der Zellzahl und zwar ist seine Stärke ihr umgekehrt proportional.

3. Die Zahl der Zellen des reproducirenden Thallustheiles ist maassgebend für die Art der Reproduction. Und zwar tritt allgemein an grösseren Complexen die Polarität auffällig zurück.

Zur Erläuterung dieses Satzes sei darauf hingewiesen, dass überall die Intensität des Wachsthums der betreffenden Form einen Einfluss auf die Reaction ausübt.

Ich bin sicher, dass weitere Studien auf diesem Gebiete, wie ich sie auch selbst noch vorzunehmen gedenke, die oben genannten Sätze compliciren und einschränken werden. Mir sind die beachtenswerthen Differenzen in Reizbarkeit und Reizreaction, wie sie durch Altersstadien der Objecte (vergl. z. B. p. 558, auch Herbst p. 800, Goebel, I, p. 467, Morgan, p. 71 ff.), sowie ausserdem noch durch den von der Jahreszeit abhängigen Vegetationszustand u. a. m. bedingt werden, selbst schon sehr wohl bekannt. Und diese Momente sind bei allen derartigen Studien nicht zu vergessen. Leider aber bieten viele der zu ihnen nöthigen Nebengebiete (wie die rein physiologische Behandlung der Algenkultur, die Kenntniss der Formveränderung nach Saison und Klima u. a.) noch nicht genügend klare Resultate.

Berlin, den 1. Juli 1903.

Literatur-Verzeichniss.

1. Bitter, G., Zur Morphologie und Physiologie von *Microdictyon umbilicatum*. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXXIV, 1899/00, p. 199—233.
2. Berthold, G., I. Ueber die Verzweigung einiger Süsswasseralgen. N. A. A. L. C., Bd. XL, 1878.
   II. Ueber die Vertheilung der Algen im Golf von Neapel nebst einem Verzeichniss der daselbst bisher beobachteten Arten. Mitth. Zool. Stat. Neapel, Bd. III, 1882, p. 393—536.
   III. Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Meeresalgen. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XIII, 1882, p. 569—717.
   IV. Studien über Protoplasmamechanik, 1886.
3. Borge, O., Ueber Rhizoidbildung bei einigen fadenförmigen Chlorophyceen. Baseler Dissertation. Upsala 1894. Referat im Botan. Centralbl., LXI, 1895, p. 319 bis 321, und Bot. Ztg., 53, II, 1895, p. 127.
4. Chodat, R., Algues vertes de la Suisse. Matériaux pour la flore cryptogamique suisse publiés par la soc. helv. des sciences natur., I, 3. Bern 1902.
5. Driesch, H., Die organischen Regulationen. Vorbereitungen zu einer Theorie des Lebens. Leipzig 1901.
6. Falkenberg, P., Die Rhodomelaceen des Golfes von Neapel und der angrenzenden Meeresabschnitte. Fauna und Flora des Golfes von Neapel. Herausgegeb. v. der Zool. Station. XXV, 1901.
7. Goebel, K., I. Ueber Jugendformen von Pflanzen und deren künstliche Wiederhervorrufung. Sitzber. d. Kgl. bair. Acad. d. Wiss. zu München. Math.-phys. Classe, XXVI, 1897, p. 447—497.
   II. Organographie der Pflanzen, insbesondere der Archegoniaten u. Samenpflanzen. Jena 1898/1901.
8. Haberlandt, G., Kulturversuche mit isolirten Pflanzenzellen. Sitzber. d. kais. Acad. d. Wiss. in Wien, Math.-nat. Cl., CXI, Abth. I, 1902.
9. Harvey, W. H., *Phycologia britannica*, 4 Bde., London 1846—1851.
10. Hauck, F., Die Meeresalgen Deutschlands und Oesterreichs (Rabenhorst's Kryptogamenflora, 2. Aufl., Bd. II). Leipzig 1885.
11. Herbst, C., Ueber die Bedeutung der Reizphysiologie für die causale Auffassung von Vorgängen in der thierischen Ontogenese. II. Haupttheil. Die formativen od. morphogenen Reize. Biol. Centralbl., XV, 1895, p. 721.
12. Hertwig, O., Die Zelle und die Gewebe. 2 Bde. Jena 1893 u. 1898.
13. Küster, E., I. Ueber Vernarbungs- und Prolificationserscheinungen bei Meeresalgen. Flora 1899, p. 143—160.
    II. Pathologische Pflanzenanatomie. Jena 1903.
14. Kützing, F. T., *Tabulae phycologicae*. 19 Bde., Nordhausen, 1845—1871.
15. Lobianco, S., Notizie biologiche riguardanti specialmente il periodo della maturità sessuale degli animali del golfo di Napoli. Mitth. d. Zool. Station zu Neapel, XIII, 1899, p. 451.
16. Magnus, P., Beitrag zur Morphologie der Sphacelarieen nebst Bemerkungen über die Ablenkung des Vegetationspunktes durch den nahe am Scheitel angelegt werdenden Tochterspross. Festschr. zur Feier des 100jähr. Bestehens der Ges. naturf. Freunde. Berlin 1873, p. 129—156.

17. Morgan, T. H., Regeneration. New-York 1901.
18. Nägeli, C., Beiträge zur Morphologie und Systematik der Ceramiaceen. Sitzber. d. kgl. bair. Acad. d. Wiss., 1861, II, p. 297—415.
19. Noll, F., I. Ueber die Kultur von Meeresalgen in Aquarien. Flora 1892, p. 281—301.
II. Ueber das Etiolement der Pflanzen. Sitzber. d. niederrhein. Ges. f. Naturk. u. Med. zu Bonn. 1901, 2. Hälfte, p. 55—64.
20. Oltmanns, F., I. Kultur und Lebensbedingungen der Meeresalgen. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXIII, 1892, p. 349—440.
II. Notizen über die Kultur und Lebensbedingungen der Meeresalgen. Flora 80, 1895, p. 38—55.
21. Penzig, R., Pflanzenteratologie, Bd. I, Genua 1890.
22. Pfeffer, W., I. Die Reizbarkeit der Pflanzen. Ges. deutsch. Naturf. u. Aerzte. Verhandlungen 1893. Allg. Theil.
II. Pflanzenphysiologie. 2. Aufl., Bd. II, Leipzig 1901.
23. Reinke, J., Lehrbuch der Botanik, Berlin 1880.
24. Strasburger, E., Zellbildung und Zelltheilung. Jena 1875.
25. Tobler, F., I. Zerfall und Reproductionsvermögen des Thallus einer Rhodomelacee. Ber. d. Deutsch. botan. Ges., XX, 1902, p. 351—365.
II. Beiträge zur Entwickelungsgeschichte u. Biologie einiger Meeresalgen. Beih. z. Botan. Centralbl., XIV, 1903, p. 1—13.
III. Ueber Polymorphismus bei Meeresalgen. Beiträge zur Kenntniss des Eigenwachsthums der Zelle. Sitzber. d. kgl. preuss. Acad. d. Wiss. zu Berlin, 1903, p. 372—384.
IV. Ueber Vernarbung und Wundreiz an Algenzellen. Ber. d. Deutsch botan. Gesellsch., XXI, 1903, p. 291—300.
26. Vöchting, H., Ueber Organbildung im Pflanzenreich. 2 Bde., Bonn 1878 u. 1884.
27. Wiesner, J., Regulirung der Zweigrichtung durch variable Epinastie. Ber. d. Botan. Gesellsch., XX, 1902, p. 321—327.
28. Wildeman, E. de, Sur la réparation chez quelques algues. Mém. cour. de l'acad. de Belgique, LVIII, 1899, p. 1—19.
29. Winkler, H., I. Ueber Polarität, Regeneration u. Heteromorphose bei *Bryopsis*. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXXV, 1900, p. 449—469.
II. Ueber regenerative Sprossbildung auf den Blättern von *Torenia asiatica* L. Ber. d. Deutsch. botan. Gesellsch., XXI, 1903, p. 96—107.
III. Referat von Haberlandt (s. o.) in Botan. Ztg., LX, 1902, p. 264.
30. Zanardini, G., Iconographia phycologica adriatica. Venezia 1860—1876.

Figuren-Erklärung.

Figur 1. *Pleonosporium Borreri* aus der Detrituszone. 4. 2. 1903. 170 ×. Zerfall durch Ausfall einzelner Glieder. Vergl. p. 568.

Figur 2. *Pleon. Borreri*. Stark degenerirtes Exemplar. 5. 2. 1903. 25 ×. Zerfall und Vernarbung. Vergl. p. 567.

Figur 3. *Antithamnion cruciatum*. Kultur in gelbem Licht. 25.—30. 4. 1902. 50 ×. „Etiolement". Vergl. p. 546.

Figur 4. *Callithamnion Thuyoides.* Dunkelkultur. 27. 4. — 15. 5. 1902. 180 ×. Wandbildung der Zelle. Vergl. p. 553.

Figur 5. *Pleonosporium Borreri.* Stark degenerirt. 5. 2. 1903. 190 ×. Knickung in der Basalzelle des Astes und Vernarbung. Vergl. p. 568.

Figur 6. *Pleon. Borreri.* Dunkelkultur. 17. 5. 1902. 50 ×. Knötchenstadium. Vergl. p. 549.

Figur 7. *Antithamnion cruciatum.* Dunkelkultur. 18. 4. — 3. 5. 1902. 200 ×. Wandbildung in der Zelle. Vergl. p. 553.

Figur 8. *Pleonosporium Borreri.* Kultur in gelbem Lichte 7. — 13. 5. 1902. 180 ×. Schnabelförmige Zellen. Vergl. p. 549.

Figur 9. *Griffithsia Schousboei.* Degenerirende Kultur. 23. 1. — 19. 2. 1903. 20 ×. Basis eines Complexes von 20 Zellen, auswachsend. Vergl. p. 573.

Figur 10. *Bornetia secundiflora.* Zerfallende Kultur. 12. 1. — 4. 3. 1903. 20 ×. Isolirte Zelle, auswachsend. Vergl. p. 575.

Figur 11. *Bornetia secundiflora.* Detritusmaterial. 24. 1. 1903. 22 ×. Gekrümmte, gekreuzte Astspitzen, verwachsend. Vergl. p. 542, 562.

Figur 12. *Griffithsia Schousboei.* Degenerirende Kultur. 23. 1. — 29. 2. 1903. 20 ×. Kleiner Zellcomplex, an der Basis auswachsend. Vergl. p. 573.

Figur 13. *Griffithsia opuntioides.* Kultur 15. 1. — 6. 3. 1903. 20 ×. Basis eines grösseren Zellcomplexes. Vergl. p. 574.

Figur 14. *Griffithsia opuntioides.* Kultur 15. 1. — 6. 3. 1903. 20 ×. Isolirte Zelle, an beiden Enden auswachsend. Vergl. p. 575.

Figur 15. *Bornetia secundiflora.* Kultur 30. 6. — 12. 7. 1902. Basis eines kleineren Zellcomplexes, auswachsend. Vergl. p. 573.

Figur 16. *Griffithsia Schousboei.* Zerfallende Kultur vom 23. 1. — 11. 2. 1903. 20 ×. Isolirte Zelle, auswachsend. Vergl. p. 574.

Figur 17. *Bornetia secundiflora.* Kultur wie Fig. 10. 20 ×. Isolirte Zelle. Vergl. p. 575.

Figur 18. *Bornetia secundiflora.* Degenerirte Kultur vom 28. 1. 1903. 35 ×. Zellbildung und Sprossung. *a* von oben, *b* seitlich. Vergl. p. 554.

Alle Figuren sind nach der Natur an frischem Material mit dem Zeichenocular von E. Leitz bei der angegebenen Vergrösserung gezeichnet.

Inhalt

des vorliegenden 3. Heftes, Band XXXIX.

Seite

Arthur Weisse. Untersuchungen über die Blattstellung an Cacteen und anderen Stamm-Succulenten, nebst allgemeinen Bemerkungen über die Anschlussverhältnisse am Scheitel. Mit Tafel VIII und IX 343
Einleitung 343
I. Cacteen 346
A. Cacteen mit cylindrischen Sprossen 347
1. Peireskien 347
2. Cylinder-Opuntien 350
3. Cylindrische Rhipsalideen 353
B. Flachsprossbildende Opuntien 356
C. Cacteen mit Mamillenbildung 360
D. Cacteen mit Kantenbildung 362
1. Einige genauer untersuchte Arten mit geraden Kanten . . . 363
2. Cacteen mit gewundenen Kanten 380
3. Einige Beobachtungen aus der Blüthenregion 383
4. Beobachtungen über die Zahl der Kanten 385
II. Euphorbien 391
A. Euphorbien mit cylindrischen Sprossen 391
B. Euphorbien mit Kantenbildung 393
III. Asclepiadeen 405
A. Asclepiadeen mit cylindrischen Sprossen 405
B. Asclepiadeen mit Mamillenbildung 406
C. Asclepiadeen mit Kantenbildung 407
IV. Allgemeine Bemerkungen über die Anschlussverhältnisse am Scheitel . 410
Zusammenfassung 420
Figuren-Erklärung 423

Hans Fitting. Weitere Untersuchungen zur Physiologie der Ranken nebst einigen neuen Versuchen über die Reizleitung bei *Mimosa*. Mit 21 Textfiguren . 424
Einleitung 424
Abschnitt I. Eine neue, bisher nicht genügend erkannte Art von Empfindlichkeit und von Reizleitung bei den Ranken 426
A. Passifloraceen 427
B. Cucurbitaceen 448
C. Papilionaceen 460
D. Vitaceen 462
E. Polemoniaceen 463

Seite
Abschnitt II. Mechanik der durch Temperaturschwankungen veranlassten Rankenkrümmungen 464
Abschnitt III. Bedingungen der schraubigen Einrollung der basalen, zwischen Rankenbasis und Stütze gelegenen Rankentheile 472
Abschnitt IV. Discussion der bisher mitgetheilten Thatsachen 484
Abschnitt V. Vergleichung der Reizleitungsvorgänge bei den Ranken mit der Reizleitung bei *Mimosa* und *Biophytum* nebst neuen Versuchen mit *Mimosa* 501
Abschnitt VI. Zusammenfassung der hauptsächlichsten Ergebnisse . . . 521
Literatur-Verzeichniss 525

F. Tobler. Ueber Eigenwachsthum der Zelle und Pflanzenform. Versuche und Studien an Meeresalgen. Mit Tafel X 527
Einleitung 527
I. Art und Behandlung des Materiales 532
II. Habitus und Charakteristik der Formen 535
III. Ungleichmässiges Wachsthum (Epi- und Hyponastie) 538
IV. Etiolementähnliche Erscheinungen 542
V. Adventivbildungen und Verwachsungen 555
VI. Zerfall 563
VII. Reproduction 569
Literatur-Verzeichniss 578
Figuren-Erklärung 579

Neue Erscheinungen aus dem Verlage von

Gebrüder Borntraeger
Berlin SW 11
Dessauerstrasse 29

Die mikroskopische Analyse der Drogenpulver.

Ein Atlas für Apotheker, Drogisten und Studirende der Pharmacie von **Dr. L. Koch**, Professor der Botanik an der Universität Heidelberg.

Erster Band: Die Rinden und Hölzer. Mit 14 lithogr. Tafeln. Quartformat. Geheftet 12 Mk. In Moleskin gebunden 15 Mk. 50 Pfg.

Zweiter Band: Die Rhizome, Knollen und Wurzeln. Mit 24 lithogr. Tafeln. Quartformat. Geheftet 20 Mk. In Moleskin gebunden 24 Mk. 50 Pfg.

„Das ausserordentlich zeitgemässe Werk hat sich die Aufgabe gestellt, eine ausführliche Anleitung zur Untersuchung der pulverförmigen Drogen zu geben. Es gehört jedenfalls zu den bedeutendsten Erscheinungen der neueren pharmaceutischen Literatur und wird in seiner Eigenart als practisches Unterrichts- und Nachschlagewerk für Untersuchung vegetabilischer Arzneipulver künftighin ebenso werthvoll wie unentbehrlich sein."

Monographia Uredinearum

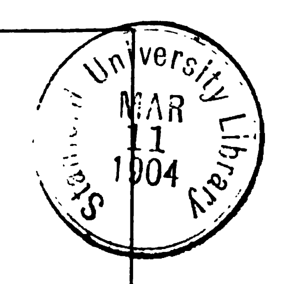
seu specierum omnium ad hunc usque diem descriptio et adumbratio systematica auctoribus **P. et H. Sydow.** Volumen I fasciculus I—4: Genus Puccinia. Cum XII. tabulis. Subscriptionspreis 48 Mk.

Die Ausgabe des Werkes erfolgt in zwanglosen Lieferungen von 12—15 Druckbogen. Circa 60 Druckbogen bilden einen Band. — Der Subscriptionspreis des Druckbogens beträgt eine Mark; nach Vollendung eines Bandes wird der Preis für denselben erhöht.

„. . . . . Die Verfasser haben sich die grosse Aufgabe gestellt, eine vollständige Darstellung der sämmtlichen bis heute bekannten Uredineen zu geben. Es wird den Verfassern die Anerkennung nicht versagt werden, dass sie eine Arbeit in die Hand genommen haben, die nicht nur den Uredineenforschern, sondern allen Mykologen gute Dienste leisten wird."

Ed. Fischer in Botan. Zeitung.

Ausführliche Verlagsverzeichnisse gratis und franco.



JAHRBÜCHER

für

wissenschaftliche Botanik

Begründet

von

Professor Dr. N. Pringsheim

herausgegeben

von

W. Pfeffer und **E. Strasburger**

Professor an der Universität Leipzig — Professor an der Universität Bonn

Neununddreissigster Band. Viertes Heft

Mit 167 Textfiguren.

Leipzig

Verlag von Gebrüder Borntraeger

1904

Alle Zusendungen für die Redaction bittet man zu richten an **Professor Pfeffer in Leipzig (Botanisches Institut), — vom 1. August bis 20. September nur an Gebrüder Borntraeger in Berlin SW. 11, Dessauerstrasse 29**

Inhalt des vorliegenden Heftes.

Seite

Waldemar v. Wasielewski. Theoretische und experimentelle Beiträge zur Kenntniss der Amitose. II. Abschnitt. Mit 10 Textfiguren 581

Alexander Nathansohn. Ueber die Regulation der Aufnahme anorganischer Salze durch die Knollen von *Dahlia* 607

B. Němec. Ueber die Einwirkung des Chloralhydrats auf die Kern- und Zelltheilung. Mit 157 Textfiguren 645

Inhalt der vorhergehenden Hefte 1, 2 u. 3, Band XXXIX.

Seite

W. Rothert. Ueber die Wirkung des Aethers und Chloroforms auf die Reizbewegungen der Mikroorganismen. Mit 2 Textfiguren 1

P. Sonntag. Ueber die mechanischen Eigenschaften des Roth- und Weissholzes der Fichte und anderer Nadelhölzer 71

Hans Bachmann. *Cyclotella bodanica* var. *lemanica* O. Müller im Vierwaldstättersee und ihre Auxosporenbildung. Botanische Untersuchungen des Vierwaldstättersees. Mit Tafel I und 3 Textfiguren 106

W. Ruhland. Studien über die Befruchtung der *Albugo Lepigoni* und einiger Peronosporeen. Mit Tafel II und III 135

Enrico Pantanelli. Abhängigkeit der Sauerstoffausscheidung belichteter Pflanzen von äusseren Bedingungen Mit Tafel IV—V und 9 Textfiguren 167

Th. Weevers. Die physiologische Bedeutung einiger Glykoside 229

Paul Kretzschmar. Ueber Entstehung und Ausbreitung der Protoplasmaströmung in Folge von Wundreiz. Mit 3 Textfiguren 273

Oscar Melville Ball. Der Einfluss von Zug auf die Ausbildung von Festigungsgewebe. Mit Tafel VI und VII 305

Arthur Weisse. Untersuchungen über die Blattstellung an Cacteen und anderen Stamm-Succulenten, nebst allgemeinen Bemerkungen über die Anschlussverhältnisse am Scheitel. Mit Tafel VIII und IX 343

Hans Fitting. Weitere Untersuchungen zur Physiologie der Ranken nebst einigen neuen Versuchen über die Reizleitung bei *Mimosa*. Mit 21 Textfiguren . 424

F. Tobler. Ueber Eigenwachsthum der Zelle und Pflanzenform. Versuche und Studien an Meeresalgen. Mit Tafel X 527



Um beides, die physiologische Gleichwerthigkeit, andererseits die ihr gezogenen Grenzen würdigen zu können, müssen zwei Thatsachen einander gegenübergestellt und bedacht werden.

Erstens, dass bei höheren Pflanzen und Thieren normaler Weise nur die Mitose vorkommt.

Zweitens, dass bei einer Reihe niederer und niederster Organismen ebenso normaler Weise nur die Amitose oder diese abwechselnd mit Mitosen vorkommt.

Da die Protozoen, auf die vornehmlich der letztere Satz zielt, botanischerseits immer noch zu wenig berücksichtigt werden, wo es Zellfragen zu entscheiden gilt, benutze ich, wie in meiner ersten Publication über die Amitose[1]), auch diesmal die Gelegenheit, ausdrücklich auf ihre Bedeutung aufmerksam zu machen. Arnold Lang hat jedem Nichtprotozoenforscher die Orientirung durch seine treffliche Bearbeitung der Protozoen[2]) leicht gemacht. Ausser vielen Einzelstellen wolle man die zusammenfassenden Urtheile p. 84 und 85 vergleichen, wo es beispielsweise heisst: „Viele Forscher glauben, dass sich bei den Metazoen die directe Kerntheilung nur bei solchen Zellen findet, die dem Untergang geweiht sind. Das trifft jedenfalls für die Protozoen nicht zu. Bei *Amoeba crystalligera* Gruber hat Schaudinn (1896) 28 Generationen aus drei Individuen gezogen und dabei immer nur eine Art der directen Kerntheilung beobachtet."

Dass auch für niedere Pflanzen öfters und von verschiedenen Seiten das beständige Vorkommen directer Kerntheilungen behauptet worden ist, habe ich im I. Abschnitt ebenfalls bereits hervorgehoben.

Ohne den Thatsachen Gewalt anzuthun, ist es nicht mehr zulässig, die Frage Mitose oder Amitose als Principienfrage zu fassen. Ob ein niederer pflanzlicher Organismus, eine Hefezelle oder eine Fadenalge ihre Zellkerne so oder so theilt, ist naturgeschichtlich von Interesse, kann auch möglicher Weise zur Feststellung verwandtschaftlicher Beziehungen Anlass geben, keineswegs aber sind solche Beobachtungen heute noch verwerthbar zu Allgemeinschlüssen über Fähigkeiten oder Nichtfähigkeiten des Protoplasmas. Der Satz: directe Kerntheilung bedingt Entwickelungsunfähigkeit, ist für den ganzen Stamm der einzelligen Lebewesen falsch, für die mehrzelligen müsste er von neuem bewiesen werden.

---

1) v. Wasielewski, Theoretische und experimentelle Beiträge zur Kenntniss der Amitose. I. Abschnitt. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXXVIII, 1903.

2) „Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der wirbellosen Thiere" von Arnold Lang. Zweite Lieferung: *Protozoa*. Zweite umgearb. Auflage. Jena 1901.

Aber auch hier scheinen die neueren Erfahrungen das gerade Gegentheil zu erweisen. Gerassimow's und besonders Nathansohn's Studien an *Spirogyra*, die meinigen an *Vicia* erhalten auf botanischem wie auf zoologischem Gebiete neue Stützen. Von ersteren erwähne ich die Arbeit Shibata's [1]): Cytologische Studien über die endotrophen Mykorrhizen. Bei *Podocarpus (chinensis* und *Nageia)* „ruft der eindringende Pilz eine auffallende Reaction der Wirthszellen hervor". Die Zellkerne theilen sich amitotisch und zwar diaspastisch, oft mehrere Male hintereinander, sodass bis acht in eine Zelle zu liegen kommen. Nach beendeter Verdauung der Pilzhyphen sterben die meisten direct ab, einige aber theilen sich vorher noch und zwar regulär mitotisch. Warum Koernicke in seinem Referat der Arbeit (Botan. Zeitung, Jahrg. 61 [1903], No. 13), auf dieses Wiederauftreten der Mitose hin die vorhergegangenen Amitosen als „Pseudoamitosen" im Sinne Häcker's bezeichnet hat, ist mir nicht klar geworden. Häcker [2]) redet von Pseudoamitosen, weil sein Object *Cyklops* bei Aetherbehandlung amitosenähnliche Theilungen lieferte, Uebergangsformen, die sehr interessant sind, die er beschreibt und abbildet und zu einer originellen, zum Weiterdenken anregenden Schlussfolgerung verwendet. Dass nach Aufhören der Aetherwirkung der normale Zustand wieder auftritt, gerade wie er in meinen Versuchen, die keine Pseudo-, sondern echte Amitosen lieferten, wieder auftrat, ist eine ganz selbstständige Thatsache, die wohl beweist, dass Amitose oder Pseudoamitose den Kern nicht schädigt, keineswegs aber — worauf mir Koernicke heraus zu wollen scheint —, dass eine Amitose, der wieder Mitosen folgen, gar keine „richtige" Amitose gewesen sei. Es ist thatsächlich zu versöhnlich gedacht, einem Kern, der wieder zur Norm zurückkehrt, um dessentwillen seine vergangene amitotische Extravaganz als gar nicht eigentlich geschehen aus der Führungsliste zu streichen.

Nehmen wir inzwischen Shibata's Erfahrung als willkommenen neuen Beweis dafür, dass ein amitotisch mehrfach getheilter Kern wiederum Mitosen liefern kann. Interessant ist noch, dass in diesem Falle die Form der Diaspase auftritt [3]).

---

1) Jahrb. f. wiss. Botan., 1902, Bd. XXXVII.

2) Häcker, „Mitosen im Gefolge amitosenähnlicher Vorgänge". Anatom. Anz., Bd. XVII, No. 1 (1900).

3) Ich glaube dieselbe mittlerweile auch bei chloralisirten Wurzeln gefunden zu haben, worüber ich demnächst zu berichten hoffe.

Auf zoologischem Gebiet sind mir zwei neuere Arbeiten bekannt geworden. Die eine, von Krompecher, betitelt sich: „Ueber Zelltheilung“ [1]).

Krompecher theilt zunächst zwischen progressiven und degenerativen Fragmentationen. Die ersteren, die entwickelungsfähige Producte liefern, theilt er weiter in directe Fragmentation und directe Segmentation. Soweit ich klar in der Sache sehe, scheint er mit diesem Namen dieselben beiden Modi der Amitose zu bezeichnen, die ich im ersten Abschnitt dieser Mittheilungen als Diaspase und Diatmese zu benennen vorgeschlagen habe.

Die zur Degeneration führende directe Theilung nennt er indirecte Fragmentation — als allzu leicht zu Missverständnissen Anlass gebend, möchte sich empfehlen, das Wort „indirect“ hier zu vermeiden. Wenn der zu treffende Unterschied schon einmal wesentlich physiologischer Art ist, so nennt man solche Theilungen vielleicht am besten degenerative schlechtweg, wobei man bedenken wolle, dass es auch degenerative Mitosen geben kann; die von Shibata beschriebenen wären solche.

Was Krompecher's Bewerthung der (progressiven) Amitosen im Verhältniss zur Mitose betrifft, so stehe hier folgender Satz: „Während ich noch früher die Mitose und Amitose für zwei principiell verschiedene Theilungsarten hielt und mir schwer vorstellen konnte, dass sich ein einziger Kern abwechselnd mitotisch und amitotisch theilen könne, haben mich die seither gemachten Forschungen vom Gegentheil überzeugt, insofern einerseits die oben besprochenen regellosen Mehrtheilungsbilder in Syncytien von His, wie erwähnt, gleichfalls als Uebergangsbilder zwischen Mitose und Amitose aufzufassen sind und so gegen eine scharfe Trennung beider Theilungsarten sprechen; andererseits durch die Untersuchungen von Meves [2]) sicher nachgewiesen wurde, dass derselbe Kern sich vorerst amitotisch und nachher mitotisch theilen kann.“

Ich gehe zu der zweiten, ausführlichen Arbeit über: Klemensiewicz „Ueber Amitose und Mitose“ [3]). Ich will mich bemühen, möglichst kurz und möglichst vollständig alles uns hier Interessirende anzuführen.

1) Centralbl. f. allg. Pathologie u. patholog. Anatomie, Bd. XIII (1902).

2) Meves, „Ueber amitotische Kerntheilung in den Spermatogonien des Salamanders etc.“. Anatom. Anzeiger 1891.

3) Ziegler's Beiträge zur pathologischen Anatomie 1903.

1. Wanderzellen aus frischem Blut von *Salamandra* zeigen typische Amitosen (Diaspasen). Eine zwei- und dreimalige Theilung derart wurde beobachtet, doch wie es scheint, hört meistens das Wachsthum der so getheilten Zellen auf. Dass dieses nicht nothwendige Folge der Amitose ist, lehren die weiteren Versuche. Für die Wanderzellen giebt Klemensiewicz an, dass sie „in Anbetracht der ungünstigen biologischen Verhältnisse nicht immer Wachsthumserscheinungen zeigen." Am Schlusse dieses Abschnittes giebt der Autor seiner Ansicht Ausdruck, dass diese Theilungsart „nur eine, aber nicht die einzige Erscheinungsform ist, unter welcher die Amitose verlaufen kann". Er citirt dabei eine Arbeit von Stricker[1]), der an einem ausgewanderten Leucocyten der Froschzunge eine furchungsähnliche Zelltheilung (Diatmese?) beschrieben hat.

2. Wanderzellen in der entzündeten Hornhaut des Frosches zeigen ausschliesslich Amitosen (Diaspasen). Die fixen Corneazellen zeigen Mitosen, die aber hier „nicht unter allen Umständen zur Bildung neuer dauernder Gewebselemente führen müssen", also zuweilen degenerativer Art sind. Man sieht erneut, dass nachträgliche Degeneration so gut nach mitotischer wie amitotischer Theilung eintreten kann.

Dieses betont Klemensiewicz im nächsten Abschnitt „Ueber die typischen Merkmale der Amitose" noch ausdrücklich. Nach Amitose wie Mitose kann, weder nach Amitose noch Mitose muss Degeneration eintreten.

Ausserdem wird in diesem Abschnitt Amitose und Zerfallstheilung gegeneinander charakterisirt und u. a. hervorgehoben, dass bei typischer Amitose Plasma wie Kern ihre normale Structur beibehalten.

Den vierten Abschnitt übergehen wir.

Im fünften wird über Mitosen und Amitosen bei freilebenden amöboiden Zellen (Myxomyceten nach Doflein, Amöben nach Frosch, Schardinger und Tsujitani) berichtet. Dieselben zeigen theils Mitosen, theils Amitosen und zwar wiederum Diaspasen. Besonders interessant ist, dass die letzteren an den dicht mit Bakterien erfüllten Stellen auftraten, die Mitosen hingegen ausserhalb des Gedränges, die Mitosenzellen waren ausserdem meist

---

1) Stricker, „Ueber Zelltheilung in entzündeten Geweben". Studien aus dem Institut f. exp. Pathol. 1870.

grösser. Amöben von nur einer Art vorausgesetzt, scheint dieser Umstand eine chemische Einwirkung für das Zustandekommen von Amitosen sehr wahrscheinlich zu machen, und so schlösse sich diese Erfahrung sehr schön an Nathansohn's und meine Versuche an.

Aus den Resultaten dieses und des folgenden (Schluss-) Abschnittes theile ich noch mit: „Der Unterschied zwischen beiden Theilungsformen ist hauptsächlich ein gestaltlicher und scheint in der Schnelligkeit des Verlaufes seinen Grund zu haben. Darnach wird es erklärlich, dass es, wie die Beobachtungen lehren und wie schon oben erwähnt wurde, alle möglichen Uebergänge vom mitotischen zum amitotischen Theilungstypus giebt.

Functionell scheint ein wesentlicher Unterschied zwischen Mitose und Amitose nicht zu bestehen."

Zum Schlusse heisst es: „Endlich werden durch das von mir mitgetheilte Beispiel der Theilungsformen amöboider Zellen (Strohamöben) sowie die Erfahrungen hervorragender Protozoenforscher[1]) über Theilungen von Amöben nur in dem Sinne zu deuten sein, dass ein schroffer Gegensatz zwischen Mitose und Amitose nicht existirt. Durch diese Beobachtungen wird vielmehr das Vorhandensein einer Reihe von Uebergangsformen zwischen Mitose und Amitose sehr wahrscheinlich gemacht."

Wenn man alle Erfahrungen zusammennimmt, die zoologischen sowie die botanischen, so erleidet das Problem des Verhältnisses zwischen Amitose und Mitose offenbar eine Verschiebung. Dass die Amitose eine Senilitäts- und Degenerationserscheinung sei, wird nicht mehr behauptet werden können, da, um es noch einmal zu wiederholen, Degeneration auch nach mitotischer Theilung eintreten kann und nach amitotischer keineswegs einzutreten braucht. Den directen Theilungen von Protozoen gegenüber von Senilität zu reden ist gleichfalls nicht angängig, wenn man nicht etwa annehmen will, diese sehr einfachen und nach einer verbreiteten Anschauung ältesten Organismen seien im Lauf ihrer langen Geschichte derart heruntergekommen, dass sie im 20. Jahrhundert nur noch zu Amitosen befähigt seien statt der in früheren Erdperioden bei ihnen vorhanden gewesenen Mitosen.

1) Gesperrt von mir.

Wohl aber wird man die Frage aufwerfen können und müssen, weshalb bei der überwiegenden Mehrzahl der Lebewesen — Pflanzen wie Thiere — die Amitose, obwohl gelegentlich einmal auftretend und durch äussere Eingriffe (Läsionen, Aether, Chloralhydrat etc.) wieder hervorzurufen, doch normaler Weise ganz verschwunden und durch die Mitose ersetzt worden ist.

Bereits in meiner ersten Publication über den Gegenstand habe ich in diesem Sinne die Frage gestellt und dahin beantworten zu sollen geglaubt, dass der quantitative Unterschied zwischen der einfacher theilenden Amitose und der weit genauer halbirenden Mitose gross genug sei, um das ausschliessliche Vorkommen der letzteren bei den sehr viel complicirteren vielzelligen Organismen zu rechtfertigen. Ich hatte dies des weiteren dahin ausgeführt, dass ein Kern einer phanerogamen Pflanze sehr viel mehr Arteigenschaften zu übertragen habe als der eines niederen Organismus, deshalb auch bei der Theilung genauer halbirt werden müsse. Nicht weniger tritt auch der Ausgleich etwaiger bei den successiven Theilungen aufgetretener Ungleichheiten in Vertheilung der Kernmasse, der durch die Befruchtung erfolgt, bei den niederen Organismen nach einer meist sehr viel geringeren Anzahl von Theilungen auf, was gleichfalls für die höheren eine sorgfältigere Halbirung vortheilhaft und nothwendig erscheinen lässt[1]).

Mir scheinen diese Ueberlegungen auch jetzt noch genügend, eine wenigstens vorläufige Antwort auf die angeregte Frage zu geben.

Der schnellere Ablauf der Amitose gegenüber der Mitose würde, wenn man ihn als bewiesen annehmen kann, wohl in gewissen Fällen, bei rapider Zellvermehrung, von Vortheil erscheinen, allein durch ihn wird die normale Vertheilung von Amitose und Mitose auf niedere resp. höhere Organismen nicht befriedigend erklärt. Ausserdem reicht die Zeit, die eine mitotische Theilung beansprucht, völlig aus, um auch einem einzelligen Organismus eine sehr schnelle Vermehrung zu sichern.

Die Zwischenformen.

In der soeben besprochenen Arbeit von Klemensiewicz wurde erwähnt, dass bei Amöben, die sich sowohl amitotisch wie

1) Wegen Genauerem vergl. den citirten ersten Abschnitt dieser Beiträge. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXXVIII, 1903.

mitotisch theilen, auch alle Uebergangsformen von einem zu dem anderen Modus vertreten zu sein pflegen.

Ich hatte im ersten Abschnitt dieser Beiträge auch für *Vicia* das Vorkommen von Zwischenformen kurz erwähnt und eine derselben abgebildet (Fig. 5 der Taf. VII in Bd. XXXVIII) und beschrieben.

Eine genauere auf diesen Punkt gerichtete Aufmerksamkeit zeigte alsbald, dass noch eine ganze Reihe mehr oder minder auffälliger Zwischenformen sich in den chloralisirten oder zwecks Hervorbringung von Amitosen anderweitigen Proceduren unterworfenen Wurzeln auffinden liess.

Mein anfänglicher Versuch, dieselben auf wenige, gut charakterisirte Typen zurückzuführen, war erfolglos. Vielmehr drängte sich mir allmählich die Ueberzeugung auf, dass an den verschiedensten Punkten die Charaktere beider Theilungsarten sich vermischen können, sodass es nutzlos wäre, irgendwo Grenzlinien ziehen zu wollen.

Diese Auffassung schloss die Möglichkeit aus, in den fraglichen Gebilden Ebenbilder der phylogenetischen Uebergangsstufen von der Amitose zur Mitose mit einiger Wahrscheinlichkeit herauszuheben[1]). Allerdings kommen einige sehr oft, andere sehr selten vor, noch andere ebenfalls zu construirende habe ich gar nicht auffinden können. Aber die blosse Häufigkeit entscheidet nichts hierin und kann auf ganz anderen Ursachen beruhen, ich glaube speciell für eine gleich etwas näher zu beschreibende Form sogar sicher, dass letzteres der Fall ist.

Ich glaube demnach die Zwischenformen, die in meinen Versuchen auftraten, im ganzen beurtheilen zu müssen wie folgt:

Reize verschiedener Art lösen in Zellen höherer Pflanzen die Neigung aus, amitotische Theilungen einzugehen. Dabei besteht jedoch eine individuelle Verschiedenheit der einzelnen Zellen, die sich darin äussert, dass ein Theil derselben typische Amitosen liefert, ein anderer Theil bei der regulären Mitose verharrt, ein dritter an irgend einem Punkte, soweit es noch möglich ist, von dem begonnenen amitotischen Theilungsprocess zum mitotischen resp. von dem begonnenen mitotischen zum amitotischen übergeht,

1) Natürlich können sie ähnliche Formen wie diese annehmen, bei einigen muss das sogar der Fall sein.

wodurch zahlreiche Zwischenformen entstehen. In jedem dieser Fälle scheint jedoch die Theilung weitergeführt zu werden.

Darnach wären diese gesammten Zwischenformen ohne weitere morphologische Bedeutung, blosse zufällige Misch- und Missgestalten, an denen jedoch das Interessante bleibt, dass sie überhaupt möglich sind, d. h. dass ein Kern seine Theilung mitotisch beginnen und amitotisch enden kann. Es wäre denkbar und erschiene wahrscheinlich, dass jede einmal in einem Sinne angefangene Theilung auch nur in demselben Sinne zu Ende geführt werden könnte.

Uebrigens scheinen Zwischenformen auch dadurch zu Stande kommen zu können, dass entweder der achromatische oder der chromatische Theil nicht zur Ausbildung gelangt. Im ersteren Falle haben wir eine Chromosomenbildung ohne Spindelfasern, im zweiten Amitose, aber mit Spindelfasern aussen um den Kern herum.



Fig. 1.

Hinsichtlich des zweiten Falles bin ich nicht zur völligen Sicherheit gelangt, wohl aber hinsichtlich des ersten, wie die drei bei-

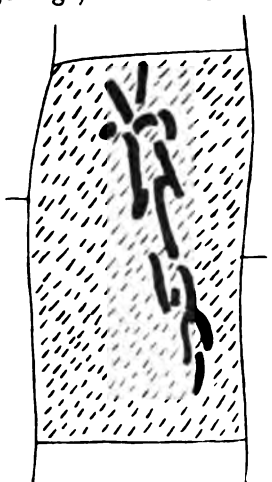


Fig. 2.

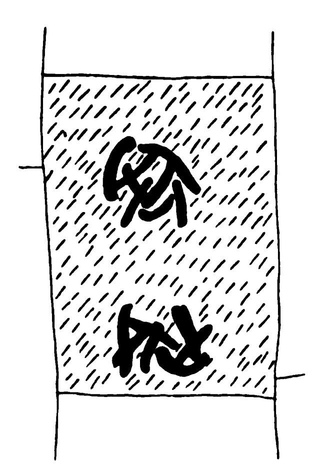


Fig. 3.

folgenden, nach sorgfältigen Bleistiftzeichnungen schematisirten Textfiguren 1, 2 und 3 zeigen.

In Fig. 1 haben wir zunächst unten eine sehr schöne Diatmese, oben einen Kern, der in Chromosomen zerfallen ist, die sehr locker und gänzlich unorientirt beisammen liegen.

In Fig. 2 sieht man, dass die Chromosomen sich auseinander bewegen nach den beiden Enden der Zelle hin, in Fig. 3 endlich, dass diese Sonderung vollzogen ist und die Tochterkerne sich zu bilden anfangen.

Sämmtliche Figuren stammen aus derselben Wurzel; sie war an zwei aufeinanderfolgenden Tagen 1 Stunde lang mit 0,75% Chloral behandelt worden. In solchen Wurzeln findet man sowohl viele Diatmesen als auch die soeben beschriebenen Theilungen ohne Spindelfasern. In der Wurzel speciell, aus der die mitgetheilten Figuren stammen, konnte ich überhaupt keine einzige reguläre Mitose mehr auffinden; wo immer sich Chromosomen fanden, zeigten sie sich wie oben zerstreut, ohne Spur von Spindelfasern [1]).

Dass die letzteren etwa durch das Chloralhydrat aufgelöst worden seien, wird man nicht annehmen. Offenbar sind sie gar nicht zur Ausbildung gekommen. Bei Fig. 3 wäre ja eine Auflösung denkbar, bei Fig. 2 aber nicht. Ausserdem finden sich in Chloralpräparaten noch oft genug deutliche Spindelfasern vor.

Die soeben beschriebenen Abnormitäten verdienen, wie wohl bereits einem jeden aufgefallen ist, noch aus einem besonderen Grunde unser Interesse. Sie legen ein gewichtiges Zeugniss ab zu Gunsten der Anschauung, dass die Chromosomen Eigenbewegung besitzen. In der That, wenn in diesen Fällen die Chromosomen im Stande sind, ohne Leitung von Stützfasern und ohne Contraction ansetzender Zugfasern ihren Weg zu den beiden Enden der zu theilenden Zelle zu finden, so ist nicht einzusehen, warum ihnen dies bei der normalen Mitose unmöglich sein sollte.

Wenn schon A. Fischer in seinem Protoplasmabuch mit einigem Spott meinte, der mächtige Apparat von stützenden und ziehenden Fasern lasse die kleinen, aus Protoplasma — das ja Bewegungsfähigkeit zu seinen Fundamentaleigenschaften zählt — bestehenden Chromosomen wie Werkstücke erscheinen, die nur mit

1) Erst weiterhin, nach Aufhören der Chloralwirkung, treten wieder Mitosen auf, die dann ganz normal sind.

den Mitteln grober Mechanik vom Platze zu bringen seien[1]), so möchte ich hier auf einen Fall aufmerksam machen, wo die Chromosomen sich wohl zweifellos von selbst, jedenfalls ohne einen solchen Apparat, bewegen. Es liegt doch auch nichts Auffälliges darin, dass sie dazu im Stande sind. Bei der Bildung der Chromosomen selbst, bei ihrer schleifenförmigen Gestaltung gehen ja bereits eine ganze Anzahl verschiedener Bewegungen vor sich. Auch bei jeder Diaspase zieht sich der Kern in die Länge und die Kernsubstanzen wandern, ohne dass bisher jemand die Nothwendigkeit empfunden hätte, sich nach besonderen Transportapparaten umzusehen, die dabei thätig wären.

Interessant ist in unserem Falle noch, dass sich die Hälfte der Chromosomen nach dem einen, die andere nach dem anderen Ende der Zelle begiebt. In dem Begriffe „Zellpolarität" ist diese Erscheinung allenfalls untergebracht, doch keineswegs erklärt.

Ich kann an dieser Stelle nicht umhin, darauf aufmerksam zu machen, dass in Folge dieser mir erst bei Untersuchung der Zwischenformen aufgefallenen Erscheinung der zweite Beweis von den dreien, die im ersten Abschnitt dieser Beiträge für die Möglichkeit erneuter mitotischer Theilung bei vorher amitotisch getheilten Kernen gegeben wurden, nicht mehr einwandfrei ist. In dem erörterten Falle hat sich ja ein Kern wenigstens „einigermassen" mitotisch getheilt und trotzdem ist danach keine Membrananlage der gewohnten Art vorhanden, deren Fehlen ich s. Z. mit Fug als Beweis für vorausgegangene Amitose nehmen durfte.

Vielleicht gelingt es noch, auf einem anderen Wege zur Klarheit hierüber zu gelangen. Ausdrücklich möchte ich erwähnen, dass ich meine Behauptung, auch bei *Vicia* könne ein amitotisch getheilter Kern von neuem Mitosen liefern, im vollen Umfang aufrecht erhalte sowohl aus theoretischen Gründen als auch, weil der betr. Beweis nur einer von dreien ist[2]). Das Ineinanderspielen von mitotischen und amitotischen Erscheinungen während ein- und derselben Theilung scheint ebenfalls darauf hinzudeuten, dass das Gleiche auch hintereinander statthaben kann.

Von den übrigen Zwischenformen bietet noch eine ein theoretisches Interesse. Sie ist in gewissem Sinne das Gegentheil der

1) A. Fischer, Fixirung, Färbung und Bau des Protoplasmas, 1899. Ich citire auswendig, da ich das Buch nicht zur Hand habe. Bekanntlich ist auch von anderen Seiten jener Anschauung widersprochen worden.

2) Ueber eine neue, den Beweis 1 stützende Erfahrung folgt weiter unten näheres.

soeben erörterten: nämlich eine Amitose (wie in unseren Versuchen normaler Weise stets Diatmese) bei gleichzeitigem Vorhandensein von spindelfaserähnlichen Gebilden aussen an den Kernen.

Fig. 4 zunächst zeigt einen in Durchschnürung befindlichen Kern, der übrigens bereits an sich eine Uebergangsform ist, indem er in den Prophasen der Mitose zur Amitose übergegangen zu sein scheint. Die dichte, um die beiden Kerne angesammelte Plasmamasse[1]) zeigt auf diesem Stadium noch keine fädige Structur. Ihr häufiges Vorhandensein habe ich im I. Abschnitt dieser Beiträge bereits erwähnt und sie auf Fig. 7, 8, 10, 15, 16 der dazugehörigen Tafel abgebildet.

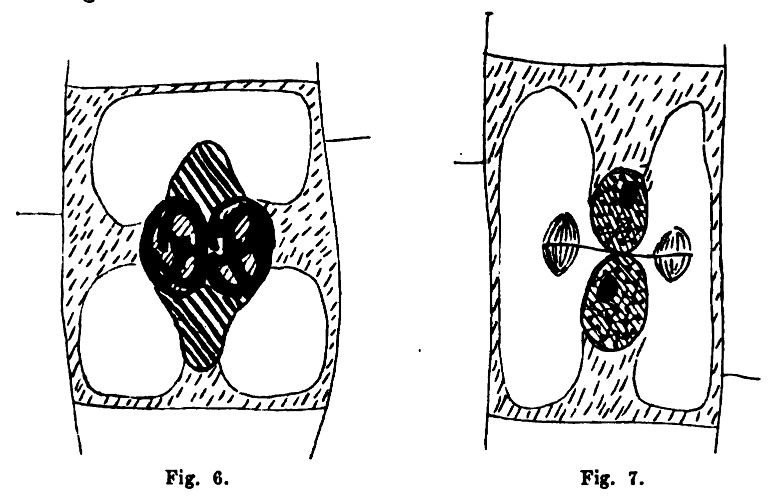


Fig. 6. Fig. 7.

Fig. 5 dagegen stellt nach meiner Auffassung ein weiter vorgeschrittenes Stadium dar, die Kerntheilung ist abgelaufen und die Scheidewandbildung hat begonnen. In der Plasmamasse haben sich spindelfaserartige Structuren ausgebildet.

Unter der Voraussetzung, dass die Kerntheilung hier amitotisch verlaufen sei, wäre diese Erscheinung als ein Beleg dafür anzusehen, dass die Spindelfasern aus dem Cytoplasma, nicht aber aus der Kernsubstanz gebildet werden. Es muss aber darauf hingewiesen werden, dass, obschon mit einigen Schwierigkeiten, eine andere Erklärung der Fig. 5 möglich erscheint. Die Kerntheilung

1) Die hinsichtlich der Plasmastructur etwas stark schematische Figur ist hoffentlich trotzdem verständlich. Die schräge Streifung in der Plasmaansammlung um die Kerne soll selbstverständlich ebensowenig eine Structur sein wie die Strichelung des Cytoplasmas in sämmtlichen Figuren.

könnte nämlich auch mitotisch verlaufen sein, sodann die reconstruirten Kerne sich nachträglich bis zur Berührung der Scheidewand genähert haben, wodurch die Spindelfasern zur Seite gedrängt worden wären. Freilich sollten die Spindelfasern, falls sie aus dem Kern stammen, nach vollständiger Reconstruction desselben überhaupt nicht mehr vorhanden sein.

Endlich ist auch nicht unmöglich, dass die faserigen Structuren der Fig. 5 nichts weiter mit Spindelfasern gemeinsam haben als eine blosse äusserliche Aehnlichkeit. Auf Grund meiner Erfahrungen wage ich nicht eine Entscheidung zwischen diesen verschiedenen Möglichkeiten zu treffen, weshalb ich bereits oben bemerkte, dass ich über die Erscheinung, die ich indess zu erwähnen nicht unterlassen wollte, nicht völlig ins Reine gekommen sei.

Weitere Versuche.

a) Chloralhydrat.

Da ich einmal in dem Chloral ein leicht Diatmesen hervorrufendes Mittel kennen gelernt hatte, versuchte ich immer neue Modificationen seiner Anwendung, um dadurch vielleicht die Mitosen, wenn auch nur für kurze Zeit, gänzlich auszuschalten.

Zunächst missglückten diese Versuche regelmässig. Ueber einige habe ich bereits in meiner ersten Publication anhangsweise berichtet und komme hier nicht auf dieselben zurück.

Von anderen, ebenfalls resultatlos verlaufenen Versuchen erwähne ich hier noch zwei.

Es wurden *Vicia*-Keimlinge in 0,5% und 0,75% Chloral gebracht für 4 Stunden, darauf ausgewaschen und theils am folgenden Morgen fixirt, theils derselben Procedur von neuem unterworfen und am nächsten Tage fixirt.

Der Erfolg war das Gegentheil des erwarteten. Zwar fanden sich Amitosen, aber — und besonders in den zweimal chloralisirten Wurzeln — daneben massenhafte Mitosen, freilich zumeist solche ohne Spindelfasern, wie ich sie im vorhergehenden Kapitel beschrieben habe.

Auch hier begegnete ich somit jener räthselhaften „Gewöhnung“, die bereits meine Hoffnung vereitelt hatte, durch fortgesetztes tägliches Chloral, eventuell in steigender Dosis, immer mehr Amitosen

und immer weniger Mitosen zu erzielen. Ich denke in anderem Zusammenhange auf diese Erscheinung zurückzukommen.

Da sich die längere, in Pausen wiederholte Chloraleinwirkung somit wenig zu empfehlen schien, verzichtete ich auf weitere Modificationen in dieser Richtung. Ich versuchte nunmehr, wie sich die Wurzeln verhalten würden, wenn ich sie direct in Chlorallösung anquellen und auskeimen liesse.

Hierzu musste natürlich eine geringe Concentration zur Anwendung kommen, ich wählte zu zwei Parallelversuchen 0,05% und 0,1%, wie immer in Leitungswasser.

In diese Lösungen wurden die Bohnen trocken hineingelegt und verblieben daselbst drei Tage[1]).

Nach dieser Zeit wurden die gequollenen Bohnen, an deren einer — aus der 0,1% Lösung — bereits die Radicula Miene machte, hervorzutreten, ohne sie ab- oder auszuwaschen, in eine feuchte Kammer gebracht, nachdem sie noch mit Fliesspapier umhüllt worden waren, das in gleichprocentiger Chlorallösung getränkt war. Sie wuchsen unter diesen Umständen, wenngleich langsam, aus, nach 3, 4, 5 und 6 Tagen erfolgte ihre Fixirung. Von den beiden letzten, nach 6 Tagen Aufenthalt in der feuchten Kammer fixirten war die Wurzel der aus der 0,1 proc. Lösung stammenden 3 cm lang, die Plumula im Austreten begriffen. Die andere dagegen war, obwohl mit einer halb so starken Chlorallösung behandelt, nicht gewachsen. Da dieser Fall der einzige war, ist er wohl nicht auf das Chloral zu beziehen.

Das Resultat war, dass bereits in den ersten, nach drei Tagen fixirten Wurzeln normale Mitosen vorhanden waren, in den später fixirten natürlich ebenfalls. Auch konnte ich schon in den ersteren bei Durchmusterung mehrerer Schnitte keine Amitosen mehr auffinden. Waren überhaupt noch welche vorhanden, so konnten es nur wenige sein.

Ich habe diesen erfolglosen Versuch etwas genauer beschrieben, weil eine Modification desselben mich endlich zu dem gewünschten Ziel führte, eine Wurzel eine Zeit lang ohne Mitosen wachsen zu lassen. Diesmal wurden die Bohnen in Wasser 24 Stunden lang

1) Ich erwähne hier beiläufig, dass sich nach dieser Zeit in den beiden Gläsern Bakterienentwickelung zeigte und zwar wesentlich lebhaftere in der 0,05 proc. Lösung. Es waren vorhanden Stäbchen, Coccen in Ketten und einige Spirillen. Ob sich einzelne Formen bewegten, habe ich leider nicht notirt. Ich glaube mich jedoch zu erinnern, dass es der Fall war.

gequellt, sodann in die Chlorallösungen gebracht, deren Concentrationen in diesem Falle 0,1 % und 0,2 % waren. Ausser bei einer Wurzel trat hier bei allen deutliches, jedoch langsames Wachsthum ein, welches sich in dem Austreten der Radicula kundgab. Controllexemplare wurden fixirt, die übrigen nach 5 Tagen gründlich ausgewaschen und in feuchte Sägespähne gebracht. Hier wurden nach 20, 30, 44, 53 und 74 Stunden (drei Tagen) Exemplare fixirt.

Resultat: Die während des langsamen Wachsthums in der Chlorallösung fixirten Wurzeln zeigten höchst amöboid verzogene, zum Theil direct sternförmige Kerne. Mitosen waren gar nicht vorhanden, Diatmesen dagegen zu finden, wenngleich in ziemlich geringer Zahl.

20 Stunden nach dem Auswaschen des Chlorals auf die Zelltheilungen bezüglich derselbe Zustand. Keine einzige Mitose, wenige amitotische Theilungen.

Nach 30 Stunden (7 Uhr Abends des zweiten Tages) ungefähr dasselbe Bild, nur scheinen auch die amitotischen Theilungen so gut wie verschwunden, was wohl daher rühren mag, dass die Hauptmenge der Zelltheilungen bei Amitose ebensogut wie bei Mitose, wo es ja bekannt ist, auf eine bestimmte Tageszeit fällt.

Im übrigen ist seit Entfernung des Chlorals zu bemerken, dass die meisten Kerne ihr amöboides Aussehen ziemlich schnell verloren haben.

Bei der nächsten, 14 Stunden später, nach etwa zwei Tagen seit der Chloralentziehung fixirten Wurzel hat sich das bisherige Bild völlig geändert. Viele Mitosen, in allen Stadien, zeigen die Wiederkehr normaler Verhältnisse an. Daneben sind, wie es scheint, nur in älteren Zellen, ab und zu, doch vereinzelt, noch Diatmesen zu sehen. Im übrigen ist das Aussehen der Wurzel normal. Dasselbe gilt von den späteren, von denen nur noch eine untersucht, die übrigen noch eine Zeit lang wachsen gelassen wurden, wobei sich keinerlei Unregelmässigkeiten erkennen liessen.

Hier haben wir also: langsames Wachsthum der Wurzel während und bis gegen Ende des zweiten Tages nach der Chloraleinwirkung, in der Zeit desselben sind keine Mitosen, wohl aber, wenngleich nicht viele, Amitosen nachzuweisen. Nach dieser Zeit treten — wie es scheint ganz plötzlich — die Mitosen wieder auf, während die Amitosen verschwinden.

Ich glaube, weiter lässt sich der erste Beweis, den ich für das Wiederauftreten von Mitosen in amitotisch getheilten Zellen in dem ersten Abschnitt dieser Mittheilungen anführte, bei unserem Object nicht treiben. Auch war es nicht ganz leicht, auch nur soweit zu gelangen.

Dass das Wachsthum im Chloral nur langsam verläuft, also nach den amitotischen Theilungen gesucht werden muss, da sie ziemlich selten sind, ist bei einer Einwirkung von 0,1 % bezw. 0,2 % Chloral kein Wunder. In dem vorher beschriebenen Versuche waren die Concentrationen halb so stark, das Wachsthum ging besser von Statten, aber die Mitosen verschwanden nicht. Wahrscheinlich hätte in unserem letzten Versuche das Wachsthum schliesslich ganz aufgehört, nicht um der amitotischen Theilung der Kerne willen, sondern wegen anderweitiger hemmender Einwirkungen des Chlorals. Denn lag das schlechte Wachsthum an den Amitosen, so hätte, da dieselben ja ein- für allemal geschehen waren, auch nach endlicher Entfernung des Chlorals kein erneut lebhaftes Wachsen wieder eintreten können, was jedoch geschah.

b) Traumatische Reize.

Meine Erwartung, durch Verletzungen die Wurzelspitzenzellen von *Vicia* zu Amitosen zu veranlassen, war von Anfang an nicht hoch gespannt, da ein auch nur einigermaassen reichliches Vorkommen derselben von Nathansohn[1]), der derartige Versuche vor mir anstellte, bemerkt worden wäre.

Doppelkernige Zellen, die ich nicht selten nach Verletzungen der Wurzelspitzen bemerken konnte, beweisen hier nichts, obgleich sie von Amitosen herstammen können. Seitdem aber Miehe[2]) gezeigt hat, dass bei Verletzungen Wanderungen der Kerne auftreten können, wodurch zweikernige Zellen entstehen, ist an einem verletzten Pflanzengewebe, das nicht in vivo beobachtet werden kann, nicht möglich, eine eindeutige Auskunft über die Provenienz der beiden Kerne zu geben. Ja, nachdem Němec[3]) neuerdings wahrscheinlich gemacht hat, dass durch irgend welche Eingriffe zwei-

1) Nathansohn, „Physiol. Unters. über amitot. Kerntheilung. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXXV (1900).

2) Miehe, „Ueber Wanderung des pflanzlich. Zellkernes", Flora, Bd. 87 (1900).

3) Němec, „Ueber ungeschlechtliche Kernverschmelzungen", I. Mitth.; Sitzber. d. königl. böhm. Ges. d. Wiss. in Prag, 1902. Separat Prag 1903.

kernig gewordene Zellen durch Autoregulation wieder einkernig zu werden suchen, indem die betreffenden Zellkerne zu einem verschmelzen, können selbst amitotische Theilungsstadien in traumatisch gereizten Geweben nicht mehr als absolut für Amitose beweisend angesehen werden. Das Aussehen muss in beiden Fällen das Gleiche sein und es ist nicht einzusehen, warum nicht ein auf dem Miehe'schen Wege eingedrungener Zellkern nach Němec's Angaben mit dem rechtmässigen Localinhaber sollte verschmelzen können.

Es ist also nicht einfach, Dinge, welche wie Amitosen aussehen, in pflanzlichen Wundgeweben auch als solche wirklich zu erweisen. Nur die Scheidewandbildung würde ein mindestens sehr erhebliches Argument zu Gunsten stattgehabter Amitose in die Wagschale werfen. Aber hier tritt die Schwierigkeit ein, dass eine solche nur bei reichlichem Amitosenmaterial zu constatiren ist, indem nur aus einem solchen sich die einzelnen Stadien herausfinden lassen. Die Bilder, Fig. 15—18, auf der dem ersten Abschnitt dieser Mittheilungen beigelegten Tafel, die Scheidewandbildung zeigen, stammen aus einer an zwei aufeinanderfolgenden Tagen eine Stunde lang mit 0,75 % Chloral behandelten Wurzel, die dann innerhalb der nächsten 24 Stunden sehr reichliche Amitosen aufwies. Bei traumatischer Reizung jedoch zeigen sich immer nur wenige Amitosen.

Ich nenne sie so, weil diese Annahme, nachdem das Vorkommen von Amitosen bei *Vicia* als bewiesen angesehen werden kann, die fraglichen Erscheinungen am einfachsten erklärt, andererseits die Verschmelzung eines fremden, in eine vegetative Zelle eingedrungenen Kernes mit dem ursprünglich darin befindlichen meines Wissens noch nicht beobachtet worden ist. Und selbst in diesem Falle wäre zunächst nur zu sagen, dass die fraglichen Erscheinungen theils Kernverschmelzungen, theils Amitosen sein könnten. Eine definitive Entscheidung, die hier recht schwierig zu treffen sein dürfte, müsste von erneuten Untersuchungen erwartet werden.

Unter diesen Umständen verzichtete ich auf eine ausführliche Beschreibung aller einzelnen von mir angestellten Versuche. Die zugefügten Verletzungen bestanden zum Theil in Decapitationen der Wurzel, zum Theil in Aufspalten des Vegetationspunktes vermittelst eines feinen Scalpells. Oefters wurde auch übers Kreuz aufgeschlitzt, um durch Verdoppelung der Wundfläche eine kräftigere Reaction einzuleiten.

Nach 24—40 Stunden zeigten sich in allen diesen Fällen neben zahlreichen Mitosen Diatmesen, die sich in nichts von den mit Chloral zu erhaltenden unterschieden. Doch gelang es nie, eine grössere Anzahl derselben zu beobachten, stets fanden sie sich nur vereinzelt vor. Doppelkernige Zellen waren, wie schon erwähnt, nicht ganz selten. Dies brachte mich zuerst zu der Vermuthung, dass die Durchschnürung unter dem traumatischen Reiz besonders schnell verlaufe, eine Vermuthung, die ich auch nicht aufgegeben habe, aber derzeit ausser Stande bin, zu erweisen.

Hiernach schiene es, als ob der durch die Verletzung hervorgerufene Reiz gerade genügend stark sei, um in einigen, besonders disponirten Zellen — die übrigens durchaus nicht die der Wundfläche zunächst befindlichen zu sein brauchen — Amitose und zwar wiederum die Form der Diatmese hervorzurufen, dass er aber für die grosse Mehrzahl der afficirten Zellen nicht dazu vermögend sei. Diese erhalten zwar auch Impulse zu lebhafter Theilung, vollziehen dieselbe jedoch nach dem bekannten Schema der Mitose.

Vielleicht kann ich für die Vorstellung, dass wirklich Amitosen in Wundgeweben von *Vicia*-Wurzeln vorkommen, noch einige Gunst erwecken durch Mittheilung zweier anderweiter Facta.

Die in Fig. 4 gegenwärtiger Beiträge abgebildete Zelle (p. 592) entstammt einer decapitirten, nach 38 Stunden fixirten Wurzel. Gerade weil dieselbe in dem Kern — oder in den Kernen, da die Durchschnürung fast fertig ist — ein deutliches Prophasenstadium aufweist, erscheint sie gewissermassen unverdächtig. Wozu sollten zwei zufällig in dieselbe Zelle gelangte Kerne, die nicht daran dachten, sich zu theilen, für ihre Verschmelzung ein Theilungsstadium nöthig haben? Sie müssten dann bereits — und diese Annahme ist doch sehr misslich — vorher zufällig beide auf diesem Stadium gewesen sein, dann sei der eine eingedrungen, und nun wollten sie so miteinander verschmelzen, nicht anders, als gelte es, den Beobachter auf eine falsche Fährte zu locken. Hier erscheint mir wenigstens jede andere Erklärung als die einer Diatmese — resp. einer zufälligen Zwischenform, die aber Diatmesenwerth besitzt — sehr gezwungen. Wäre man in dem Auffinden solcher instructiver Formen nicht gar zu sehr auf günstige Zufälle angewiesen, so würde sich wohl gerade mit ihnen ein durch das Gewicht vieler Fälle ausschlaggebender Beweis führen lassen.

Das zweite mitzutheilende Factum ist, dass nach Läsionen die Anzahl der Kerne, die zwei Nucleolen anstatt eines führen, gerade

wie bei den Chloralversuchen, über die im ersten Abschnitt berichtet wurde, vermehrt erscheint. Nun ist Nucleolusverdoppelung ja keine Amitose, aber doch eine halbe, und da sie bei Hervorrufung der Amitose durch Chloral vorkommt, so kann auch ihr Auftreten hier als Fingerzeig dafür aufgefasst werden, dass eine Tendenz zur amitotischen Theilung vorhanden, aber in den meisten Fällen zu schwach ist, der Nucleolenhalbirung nun auch die Durchschnürung des Gerüsttheiles folgen zu lassen. Dies berührt sich mit dem, was wir oben über die von uns vermuthete Wirkungsweise des Trauma auf unsere Zellen sagten. Aus der Annahme des nur gerade Zureichens dieser Art von Reizung zur Hervorbringung der Amitose in vereinzelten Zellen dürften sich schliesslich die einander widersprechenden Angaben der Autoren hinsichtlich dieses Punktes erklären und rechtfertigen lassen.

c) Anderweite Einwirkungen.

Ich kann mich hier kürzer fassen, da die bisher angestellten weiteren Versuche ziemlich unbefriedigend ausfielen. Nachdem ich genügend viele Zeit damit verloren hatte, gab ich sie daher vor der Hand ganz auf, da ich mir sagen musste, dass das Probiren immer neuer Chemikalien in immer neuen Variationen der Anwendung eine unbegrenzte Zahl von Versuchen verlangt hätte. Obgleich dergestalt bei genügender Ausdauer sich voraussichtlich noch von einer ganzen Reihe Reagentien die Bedingungen hätten formuliren lassen, unter denen sie Amitosenbildung veranlassen, schien es mir gerathen, dieses weite Feld kommenden Generationen zu überlassen.

Ich möchte dagegen empfehlen, bei Untersuchungen irgendwelcher Art, in denen entsprechende chemische oder auch physikalische Reize auf theilungsfähiges Gewebe ausgeübt werden, stets nebenher auf etwaige amitotische Theilungen zu achten. Dergestalt könnten bald genügende Stützpunkte für eine etwas systematischere Durcharbeitung unseres Themas gewonnen werden.

So hat beispielsweise Osw. Richter[1]) in seiner Abhandlung „Pflanzenwachsthum und Laboratoriumsluft" die Anmerkung gemacht, dass er bei seinen Untersuchungen über den Einfluss des Leuchtgases auf das Wachsthum der Bohne an den meisten Stellen des fixirten Stengels Amitosen gefunden habe.

---

1) Ber. d. Deutsch. botan. Gesellsch., Bd. XXI (1903).

O. Richter stellt eine weitere Untersuchung des Falles in Aussicht. Falls es sich nicht etwa hier um die bekannten, auch spontan in Stengelinternodialzellen auftretenden Amitosen handelt, was aber bei jungen Pflanzen wenig wahrscheinlich ist, hätten wir hier gleich ein Beispiel eines derart nebenher gewonnenen Ergebnisses.

Ich stellte zunächst mit Alkohol eine Reihe von Versuchen an, ohne jedoch zu einem klaren Resultat gekommen zu sein. Die Concentrationen schwankten zwischen 1% und 11%, die Einwirkungsdauer zwischen einer und zwei Stunden. An den mit 11proc. Alkohol behandelten Wurzeln waren leichte Homogenisirungen der Kerne sowie kleine Vacuolen in den Chromosomen

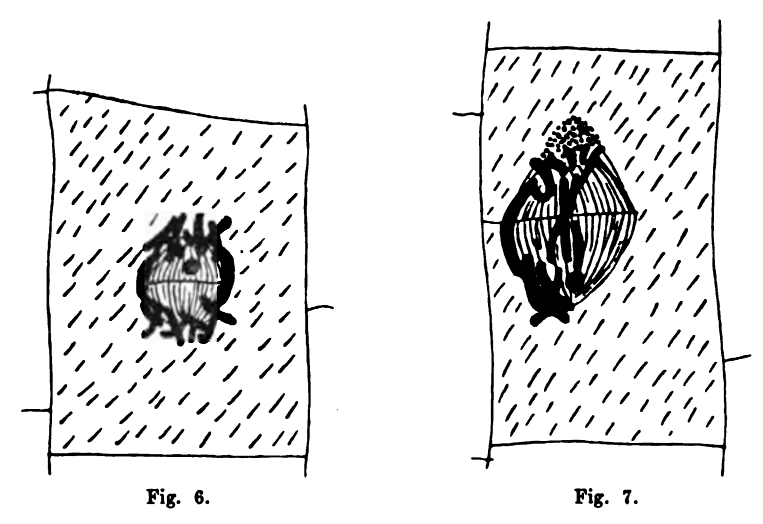


Fig. 6. Fig. 7.

bemerkbar, was ich als Zeichen dafür auffasste, dass ich mich mit dieser Concentration in der Nähe der oberen Grenze befand, die von *Vicia* ertragen werden kann.

Ich fand viele Zellen mit doppeltem Nucleolus, ab und zu solche mit zwei Kernen, Figuren dagegen, die für diatmetische Theilungen gelten konnten, nur zwei- oder dreimal, eine Zahl, die bei mehreren Tausenden gesehener Kerne natürlich nicht in Betracht kommt. Ob irgendwelche Modificationen des Verfahrens ein besseres Resultat liefern würden, muss wie gesagt dahingestellt bleiben.

Dagegen beobachtete ich speciell bei einem der Versuche sehr häufig eine Unregelmässigkeit der mitotischen Theilung, welche die Fig. 6 und 7 veranschaulichen.

Wir bemerken an diesen Bildern zeitliche und räumliche Abweichungen. Zeitliche, indem die Scheidewand in der Spindel

bereits deutlich ausgeprägt erscheint, während die Chromosomen noch ganz selbstständig erhalten sind und keine Miene zur Bildung der Tochterkerne machen. Räumliche, indem die Chromosomen zwar oben und unten einigermassen gehäuft erscheinen, zum Theil aber auch aussen um die ganze Theilungsfigur herum- resp. über sie hinweg laufen, sodass die ganze Figur (deutlich bei Fig. 6, bei Fig. 7 scheinen durch den Schnitt die Chromosomen rechts fortgenommen zu sein) einen eigenartig geschlossenen Eindruck macht, fast als ob die Kernwand erhalten geblieben wäre. Dies kann zwar kaum der Fall sein, merkwürdig ist aber, dass auch die Spindelfasern nicht recht nach aussen treten zu können scheinen. In Fig. 6 bleiben sie ganz im Kern, in Fig. 7 dagegen ist in der oberen Hälfte eine Plasmaansammlung vorhanden[1]), in der sich, wenngleich nicht sehr deutlich, eine streifige Structur erblicken lässt.

Diese Bilder im Verein mit den oben (p. 592) besprochenen Zwischenformen erwecken die Vorstellung, als werde die Spindel aus zwei Bestandtheilen gebildet, ihre Mitte aus Substanz, die aus dem Kern, ihre Enden dagegen aus solcher, die aus dem Cytoplasma stammt. Nach Auflösung der Kernwand würden diese drei Partien sich vereinigen und dergestalt die vollständige Spindel bilden. Jedenfalls ist der Umstand, dass hier innerhalb der ringförmig oder vielmehr hohlkugelförmig angeordneten Chromosomen eine kleine rundliche Spindel gebildet wird, in der auch frühzeitig Scheidewandbildung eintritt, von Interesse.

Erwähnenswerth scheint mir auch noch, dass in diesen Fällen auffällig oft der Nucleolus, wenngleich sichtlich kleiner als im ruhenden Kern, erhalten bleibt. So ist er auch im oberen Theil von Fig. 6 wie im unteren von Fig. 7 zu erkennen (in 7 gerade unter den senkrecht stehenden Chromosomen). Es kommt dies bei Kerntheilung wohl bisweilen vor, auch bei *Vicia*, aber bei diesen Alkoholmitosen scheint es fast die Regel zu sein.

Die beschriebenen Formen fanden sich reichlich in einer Wurzel, die von 11,^{45} Vorm. bis 1 Uhr (also $^{5}/_{4}$ Stunden) in Alkohol von 8 % gewesen, dann in reines Wasser gebracht und nach $2^{3}/_{4}$ Stunden (3,^{45} Nachm.) fixirt worden war. Uebrigens will ich zu erwähnen nicht unterlassen, dass auch regelmässige Mitosen in der gleichen Wurzel keineswegs selten waren.

Zu meinem Thema zurückkehrend führe ich weiter an, dass mit Chloroform Amitosen zu erhalten sind. Ich verwendete es

1) In der Figur durch Punktirung bezeichnet.

zuerst als 1 proc. Chloroformwasser, in dem ich die Wurzeln eine Stunde liess. Diese Concentration war ersichtlich zu stark, gleich nach der Einwirkung erschienen die Wurzeln schlaff und durchscheinend, erholten sich aber mindestens einigermassen bis zum nächsten Tage. Eine noch am ersten Tage Abends — 9 Stunden nach der Chloroformirung — fixirte Wurzel zeigte stark verändertes Plasma und fast ganz homogenisirte, im fertigen Präparat wie Farbtropfen aussehende Kerne. Auch nach 24 Stunden waren die Kerne noch heftig alterirt, doch zeigten sich erneut Mitosen, wenn auch, wie es schien, der mehrfach erwähnten spindellosen Form, und auch Diatmesen.

Ein erneuter Versuch mit halb so starkem Chloroformwasser (0,5 %) gab ein analoges Resultat, Mitosen, diatmetische Theilungsstadien und doppelkernige Zellen. Die Kerne waren wiederum homogenisirt, doch nicht so stark wie bei der 1 proc. Lösung.

Versuche mit noch schwächeren Concentrationen wurden nicht angestellt, da sie ausser einer unteren Grenze der Einwirkung, die festzustellen mir für meine Zwecke belanglos schien, nichts Neues zu ergeben versprachen.

Versuche, durch Aufenthalt in Wasserstoff amitotische Theilungen zu erhalten, missglückten. Der mit Kaliumpermanganat gewaschene und durch Durchleiten durch Wasser feuchte Wasserstoff wurde zwei Stunden lang durch die feuchte Versuchskammer geführt, bei einem Theil der Wurzeln einmal, bei einem anderen auch an den folgenden, bei einem letzten schliesslich noch am dritten Tage. Fixirt wurde direct nach der Einwirkung, sowie 4, 7, 24 und 30 Stunden später. Nirgendwo zeigten sich Amitosen und soviel mir auffiel, auch keine anderweitigen Unregelmässigkeiten. Es stimmt das auch mit früheren Erfahrungen z. B. denen von Demoor[1]) an *Tradescantia*-Haaren, die bewiesen, dass unter Wasserstoff die Kerntheilung ungehindert zu Ende geht. Es muss fraglich erscheinen, ob die blosse Ausschaltung des Sauerstoffs, denn anders scheint Wasserstoff nicht zu wirken, genügt, den fraglichen Vorgang auszulösen. Wahrscheinlicher ist, dass die Kerne unter diesen Bedingungen gar keine neue Theilung beginnen und schliesslich mit der Zelle und der ganzen Pflanze ersticken.

Ebenfalls erfolglos verlief der Versuch, durch Temperatursteigerung den gewünschten Effect zu erhalten. Die Wurzeln

1) Demoor, „Contributions à l'étude de la physiologie de la cellule". Archives de Biologie, Tome XIII (1895), p. 197.

wurden eine Stunde lang zu diesem Zweck in Wasser von + 42° gebracht. Unmittelbar nach der Einwirkung zeigten sich die Kerne stark verändert, Zerfall der Nucleolen, sogar Substanzaustritte aus den Kernen wurden beobachtet. Sechs Stunden später schienen sich die Kerne einigermassen erholt zu haben, doch wurde ausser Doppelkernen in einigen Zellen, die allein nicht als beweisend gelten können, kein Anzeichen wahrgenommen, das sich auf Amitosen beziehen liesse.

In dem Referat über eine mir nicht zu Gesicht gekommene Arbeit von Fr. R. Schrammen „Ueber die Einwirkungen von Temperaturen auf die Zellen des Vegetationspunktes des Sprosses von *Vicia faba*" (Inaugural-Dissertation, Bonn 1902) sagt Koernicke[1]): „Echte Amitosen zeigten die entwickelungsfähigen Zellen der Sprossspitzen in keinem Falle; alle ähnlichen Erscheinungen liessen sich auf Anomalien echter mitotischer Theilungen zurückführen." Immerhin ist beachtenswerth, dass hiernach amitosenähnliche Bilder vorkamen.

Meine Erwartung, mit Aether leicht Amitosen zu erhalten, war so sicher, dass das Ausbleiben derselben nach Behandlung mit 1proc. Aetherwasser mich sehr frappirte. Es zeigten sich auffallend viele Mitosen, sehr wahrscheinlich mehr als normal ist, doch habe ich keine vergleichenden Zählungen angestellt. Ausserdem fand ich sehr häufig zwei Nucleolen in den Kernen.

Eine doppelt so starke, 2proc. Aetherlösung lieferte zunächst das gleiche Resultat, ganz ausserordentlich viele Mitosen, sodann aber auch noch weit mehr doppelte und in gestreckten Kernen sehr häufig drei, nicht selten auch vier Nucleolen.

Besonders auffällig waren diese Erscheinungen an einer Wurzel[2]), die an zwei aufeinanderfolgenden Tagen, am ersten von 12—1 Uhr Mittags, am zweiten eine Stunde länger, von 11½—1½ in 2proc. Aetherwasser gewesen, dann jedesmal gründlich ausgewaschen und am dritten Vormittage (22 Stunden nach dem letzten Aetherisiren) fixirt worden war.

In dieser Wurzel fanden sich nun auch — nicht viele — Diatmesen. An ihnen selbst war nichts weiter auffällig, wohl aber wiederholte sich hier eine mir von Anfang an immer wieder vor-

1) Botan. Centralbl., Bd. XC, 1902, p. 552.

2) Ich benutzte zu diesem Experimente nicht *Vicia*, sondern *Pisum*-Wurzeln, die mir gerade zur Hand waren.

gekommene Erscheinung, die ich zuerst für Zufall gehalten und deshalb nicht weiter erwähnt hatte, die aber, wenn kein regelmässiges, so doch ein häufiges Vorkommnis zu sein scheint.

Nachdem ich nämlich ziemlich lange vergeblich nach amitotischen Theilungen gesucht, fand ich plötzlich drei oder vier in demselben Gesichtsfeld und zwar da in allernächster Nachbarschaft. Dies für blossen Zufall zu halten, ist schon nicht mehr angängig, besonders, da mir die analoge Erscheinung, wie gesagt, mehrmals begegnet war. Unter meinen Aufzeichnungen findet sich darauf bezüglich folgende Notiz. „10b (eine doppelt geschlitzte, 38 Stunden nach der Verwundung fixirte *Vicia*-Wurzel) ab und zu Diatmesen, soeben zwei nebeneinander. Doch möchte ich fast an Täuschung glauben, da bei der grossen Seltenheit zwei nebeneinander zu unwahrscheinlich ist, es sei denn, dass gewisse Zellcomplexe in der Stimmung sind (Amitosen hervorzubringen), was ich auch bei Chloral zu bemerken glaubte."

Mir scheint augenblicklich eine andere Auffassung der Thatsache, die zu bezweifeln ich mich nicht mehr entschliessen kann, wahrscheinlicher, nämlich die, dass, wenn irgend eine Zelle auf eine Reizung bestimmter Art sich amitotisch teilt, formative Reize von ihr aus auf die Nachbarzellen ausstrahlen, die die dort ohnehin bereits vorhandene Neigung zur Amitose — da ja alle Zellen in einem solchen Versuche dem gleichen Reiz unterstehen — steigern und unter Umständen wirklich Amitosen veranlassen.

An Analogien für derartiges fehlt es nicht. Schon in der unorganischen Welt haben wir in dem Mitklingen von Stimmgabeln, die auf einen Ton oder Obertöne desselben abgestimmt sind, bei Erklingen dieses Tones etwas ganz Entsprechendes, nicht minder bei übersättigten Salzlösungen, die auf das Eintragen eines kleinen Krystalles der gleichen Substanz hin sofort durch die ganze Masse krystallisiren. Im Reich des Lebendigen spielt die gleiche Erscheinung bis zum Menschen hinauf: jeder kennt aus eigener Erfahrung die „Ansteckungsfähigkeit" des Gähnens, jeder Arzt weiss, dass epileptische Anfälle oder Veitstanz auf empfindliche Menschen bei blossem Zuschauen gleicherweise ansteckend wirken, noch jüngst brachten die Zeitungen die Nachricht vom Schluss einer Schulklasse, in der der Veitstanz derart plötzlich bei der Mehrzahl der Schüler ausbrach.

Auch an einer anatomischen Grundlage, eine Reizübertragung von einer Zelle zu ihren Nachbarn in unserem Falle anzunehmen,

fehlt es nicht, seit neuere Untersuchungen[1]) das Vorkommen von Plasmodesmen in allen lebendigen, auch schon und gerade in den meristematischen Geweben sichergestellt haben. Dass, wie es von vornherein im höchsten Grade wahrscheinlich, ich möchte sagen a priori anzunehmen ist, die thatsächlich stattfindenden Reizübertragungen in jungen Geweben durch die einzigen existirenden resp. nachweisbaren plasmatischen Verbindungen, eben die Plasmodesmen vermittelt werden, darauf deuten von Strasburger, l. c., p. 577ff. mitgeteilte Versuche, wenngleich, wie er vielleicht zu vorsichtig angiebt, nicht eindeutig[2]).

Ich möchte noch darauf hinweisen, dass mich meine an der mit 2 % Aetherwasser behandelten Wurzel gemachten Erfahrungen annehmen lassen, dass mit noch etwas höherer Concentration wahrscheinlich häufigere Amitosen mit Aether herzustellen sein werden.

Dass aber Aether und Chloral keineswegs bloss als schwächeres und stärkeres Narcoticum in Betracht kommen dürften, sondern dass die Pflanzenzelle auf jeden dieser Stoffe einerseits wohl analog, in anderen Hinsichten jedoch specifisch verschieden reagirt, scheint mir eine an derselben letztbesprochenen Wurzel gemachte Erfahrung zu erweisen, die die Figuren 8, 9 und 10 veranschaulichen.

Nicht selten erblickte ich in der betr. Wurzel die Form 9, zeigend einen Kern im Ruhezustand, an dessen Peripherie ein kleines rundes kernartiges, offenbar aus ihm hervorgegangenes Gebilde aufsass. Weiteres Nachsuchen zeigte mir den in 8 dargestellten Zustand: wenn wir uns den dort dargestellten Abschnürungsprocess nach oben weiter fortgeführt denken, so erhalten wir das Kernchen der Fig. 9, hier wie dort mit einem Nucleolus — resp. mehreren solchen — ausgestattet. (Die Färbung spricht, wie auch der Augenschein von 8, für die Nucleolennatur der drei Körnchen in dem Kernchen von 9, sie war mit Safranin grellrot.) Aus Fig. 10 endlich können wir entnehmen, dass das gebildete Kernchen sich vom Kern loslöst und somit selbständig wird, was aber weiter mit ihm geschieht, habe ich nicht ermitteln können. Die Wahrscheinlichkeit spricht dafür, dass es sich später entweder mit dem

1) Cf. Strasburger, „Ueber Plasmaverbindungen pflanzlicher Zellen". Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXXVI (1901), p. 500 f., 533 f.

2) Strasburger erinnert übrigens daran, dass ausser dieser resp. an Stelle dieser Function den Plasmodesmen auch andere Verrichtungen zufallen können, nach ihm sowie Gardiner ist bei Endospermzellen eine Leitung der Keimungsfermente durch sie wahrscheinlich. Vergl. die citirte Arbeit p. 334 ff.

Kern wieder vereinigt oder sich allmählich desorganisirt und verschwindet, vielleicht kann für letzteres angeführt werden, dass der Nucleolus des Kernchens in Fig. 10 sich nicht mehr hellrot, sondern trüb dunkelrot, eigentlich missfarbig, tingirt hatte. Mit einer eigentlichen diatmetischen Kerntheilung kann der Vorgang wohl nicht

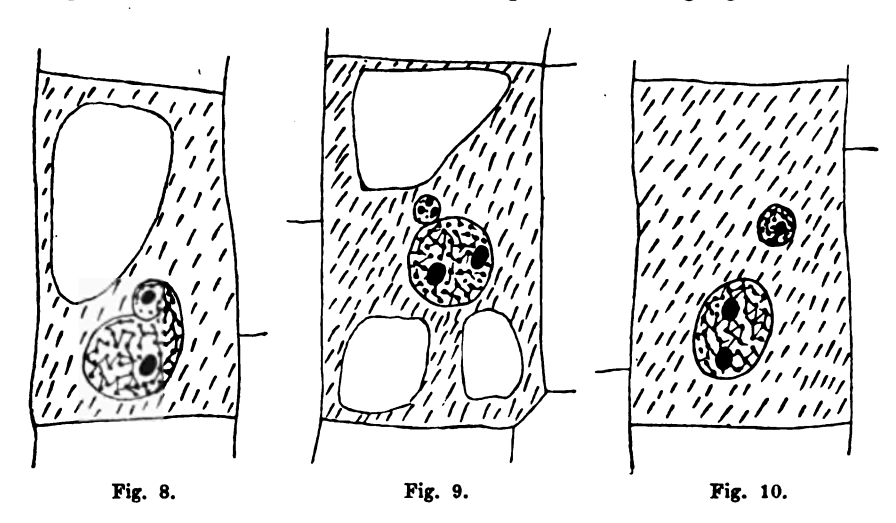


Fig. 8. Fig. 9. Fig. 10.

in Parallele gestellt werden, auch entfernen sich bei dieser die gebildeten Tochterkerne erst nach Bildung der Scheidewand voneinander. Immerhin bleibt er interessant, weil er, wie gesagt, eine specifische Aetherwirkung zu sein scheint, ich ihn jedenfalls in Chloralpräparaten nicht zu Gesicht bekommen habe. Vielleicht kann bei anderer Gelegenheit über diese unser Thema nicht mehr direkt berührende Erscheinung sowie über einige andere abweichende Verhältnisse, die ich an den Mitosen der Aetherpräparate zu bemerken glaubte, etwas Näheres mitgetheilt werden.

Ueber die Regulation der Aufnahme anorganischer Salze durch die Knollen von *Dahlia*.

Von

Alexander Nathansohn.

Die Ergebnisse, über die in der vorliegenden Mittheilung berichtet werden soll, schliessen sich eng an die an, welche in meiner Arbeit über „Regulationserscheinungen im Stoffaustausch“ [1]) besprochen wurden, und bilden deren Bestätigung und Erweiterung an einem besonders günstigen Objecte, dem Knollengewebe von *Dahlia variabilis*. Unter diesen Umständen kann ich darauf verzichten, die an jener Stelle gegebene theoretische Begründung des Problems und der angewandten Methodik ausführlich zu wiederholen, und verweise in dieser Beziehung auf die beiden einleitenden Abschnitte jener Arbeit.

Kurz gesagt handelt es sich um die Untersuchung von Fällen, in denen gelöste Stoffe in die Pflanzenzellen aufgenommen werden, ohne dass es zur Herstellung des physikalischen Gleichgewichtes zwischen Aussenlösung und Zellsaft kommt. Dass derartige Erscheinungen weitverbreitet sein müssen, war aus einer Anzahl bereits vorliegender Thatsachen schon zu entnehmen. Ich verwies besonders auf den Widerspruch, der sich oft zwischen den Ergebnissen der plasmolytischen Methode, und den Thatsachen des Stoffwechsels ergiebt, indem die erstere den Protoplasten impermeabel erscheinen lässt für Körper, deren Eindringen aus ernährungsphysiologischen Gründen mit Sicherheit anzunehmen ist. Der Nachweis, dass es sich hierbei um regulatorische Permeabilität der Plasmahaut handelt, und die Präcisirung der Gesetzmässigkeiten, denen diese Regulation unterliegt, lässt sich aber erst durch Anwendung quantitativ-chemischer Methoden durchführen,

---

1) Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXXVIII (1902), p. 241 ff.

und zwar durch vergleichende Analyse der Aussenlösung, in die wir die Objecte hineinversetzen, und des aus letzteren ausgepressten Saftes.

Ich fand, wie schon erwähnt, ein für diese Versuche vorzüglich geeignetes Material in den Knollen von *Dahlia*. Namentlich das Parenchym des mächtig entwickelten Holzkörpers, das als Speichergewebe functionirt, besteht aus grossen, dünnwandigen Zellen mit geringem Protoplasmabelag. Das Intercellularensystem ist auf ein äusserst geringes Maass reducirt. Daher erhalten wir beim Auspressen eine Flüssigkeit, die fast ausschliesslich aus reinem Zellsafte besteht. Wie gross der Fehler ist, der sich aus der Beimengung von Imbibitionswasser der Zellhäute, und gegebenen Falls aus dem injicirten Intercellularensystem ergiebt, vermag ich zahlenmässig nicht anzugeben; doch lehrt ein Blick auf den anatomischen Bau des Objectes, dass er nur minimal ist, und gegenüber den durchweg grossen und deutlichen Ausschlägen, die die Versuche ergeben, nicht ins Gewicht fallen kann.

Die Anstellung der Versuche erfolgte in der Weise, dass die geschälten Knollen in Scheiben von etwa 3 mm Dicke zerlegt wurden. Bei grösserem Umfang der Knolle wurden diese noch weiterhin in Streifen oder Sectoren zerschnitten; im allgemeinen wählte ich jedoch zu den Versuchen die jüngeren, weniger umfangreichen Knollen. Die Stücke wurden nun in Bechergläsern der Einwirkung der verschiedenen Lösungen, deren Eindringen zu prüfen war, ausgesetzt. Ich verwandte je nach der Menge des Versuchsmaterials (50—150 g) 200—600 ccm der Lösungen. Diese wurden, da ihre Concentration in Folge der Aufnahme durch die Zellen ohnehin Veränderungen erfuhr, nur mit annähernder Genauigkeit hergestellt, und ihr Gehalt an den betreffenden Substanzen gleichzeitig mit der Analyse des Presssaftes bestimmt. Die Lösungen wurden meist alle 24 Stunden durch frische ersetzt; auf diese Weise habe ich in meinen Versuchen die Objecte oft acht Tage lang in gutem Zustande beobachtet, ohne dass damit die Grenze ihrer Lebensfähigkeit erreicht worden war. In den Versuchen mit niederer Temperatur war ein Wechsel der Flüssigkeit unnöthig, weil schon durch die Versuchsbedingungen die sonst eintretende Entwickelung von Mikroorganismen gehemmt war.

Die Gewinnung des Saftes geht bei den *Dahlia*-Knollen in besonders einfacher Weise von Statten. Es ist hier nicht nothwendig, wie bei anderen Objecten, z. B. den Wurzeln von *Brassica*

rapa, das Gewebe vorher etwa durch Erwärmen zu tödten, um eine genügende Quantität des Saftes zu erhalten. Die Stücke wurden nach dem Abtrocknen mit Fliesspapier im Porzellanmörser zerquetscht und mit Hülfe eines leinenen Tuches ausgedrückt. Der so gewonnene Saft wurde nunmehr nach Ansäuern mit einer Spur concentrirter Essigsäure im geschlossenen Reagensröhrchen bis zur Coagulation der Eiweissstoffe erwärmt und nach dem Erkalten filtrirt. Das klare Filtrat diente zur Ausführung der Analysen.

I. Versuche mit Natriumthiosulfat.

Die erste der mitzutheilenden Versuchsreihen bezieht sich auf das Verhalten des Objectes in Lösungen von Natriumthiosulfat. Ich stelle diese Versuche voran, weil ihre Ergebnisse sich durch besondere Einfachheit auszeichnen.

Wir berücksichtigen zunächst nur das S_2O_3-Ion. In meiner oben citirten Arbeit p. 251 f. wurde ausgeführt, dass bei völlig ungestörter Durchlässigkeit des Plasmas für beide Ionen des Salzes sich dennoch kleine Abweichungen in der Concentration eines bestimmten Ions zwischen Aussenlösung und Zellsaft einstellen könnten, die auf dem Gehalte des Zellsaftes an anderen Salzen beruhen. Es wurde aber gleichfalls gezeigt, dass diese Abweichungen nur sehr gering sein können. Complicirte Verhältnisse würden aber eintreten, wenn das Plasma nur für das S_2O_3-Ion, nicht aber für die entsprechenden Kationen durchlässig wäre. Es sei vorausgreifend bemerkt, dass, wie aus den Versuchen sich mit voller Klarheit ergiebt, dieser Fall hier nicht zutrifft. Wir begnügen uns daher vorerst mit der Berücksichtigung des S_2O_3-Ions.

Die fragliche Bestimmung ist äusserst rasch und gleichzeitig sehr genau durchführbar, was die Wahl dieses Salzes zu den Versuchen veranlasste. Benützen wir eine $\frac{n}{100}$ Jodlösung, so können wir noch mit äusserster Schärfe titriren, und dabei entspricht 1 ccm der Lösung 1,12 mg S_2O_3. Auf diese Weise sind wir in der Lage, mit sehr verdünnten Versuchsflüssigkeiten arbeiten zu können. Das Salz erwies sich innerhalb der durch die Umstände gebotenen Grenzen als völlig unschädlich, und wird, wie ausdrücklich in einem der mitzutheilenden Versuche festgestellt wurde, trotz der verhältnissmässig leichten Oxydirbarkeit der unterschwefligen Säure von den Zellen unseres Versuchsobjectes nicht, oder wenigstens nicht in nachweisbarer Menge oxydirt. Die Lösungen von $Na_2S_2O_3$ sind innerhalb der in Betracht kommenden Concentrationsgrenzen und Zeiträume titerbeständig. Die Entfernung des Eiweisses aus dem Presssafte ist nothwendig, weil der

nicht in dieser Weise behandelte Saft normaler Weise die Fähigkeit zur Bindung geringer Jodmengen hat. Nach Entfernung des Eiweisses ist dieses Vermögen nicht mehr nachweisbar. Ich habe mich fernerhin überzeugt, dass die mit der Coagulation des Eiweisses verbundene Behandlung des Saftes bei den vorliegenden Concentrationen des Thiosulfates und der Essigsäure keinen Einfluss auf die Ergebnisse der Titration hat: ich versetzte zur Controlle eine 0,5 proc. Lösung von $Na_2S_2O_3$ mit der entsprechenden Menge concentrirter Essigsäure, und liess die Flüssigkeit heftig aufkochen, wozu es bei der üblichen Behandlung des Saftes nicht kam. Es erfolgte keine Schwefelausscheidung und der Titer war unverändert geblieben.

Ich wende mich nunmehr zur Besprechung der Versuchsergebnisse. Es zeigt sich, dass innerhalb der ersten 24 Stunden eine gewisse Salzmenge aufgenommen wird, und dass dann weiterhin im Laufe des zweiten Tages die Concentration des Zellsaftes noch eine kleine Erhöhung zu erfahren pflegte, ohne dass es aber im entferntesten zum Concentrationsgleichgewicht mit der Aussenlösung kam. Dann bleibt aber der Thiosulfatgehalt einige Zeit constant, bis mit der eintretenden Schädigung der Zellen abermals eine langsame Steigerung begann. Es mögen zunächst die Belege angeführt werden.

Zu der Tabelle ist noch folgendes zu bemerken. Der durch die Analyse festgestellte Thiosulfatgehalt ist sowohl bei der Aussenlösung als beim Presssafte durch die zur Titration von je 5 ccm der Versuchsflüssigkeiten verbrauchten ccm $\frac{n}{100}$ Jodlösung wiedergegeben, weil so Uebereinstimmung und Abweichungen der Resultate besser zu übersehen sind, als nach Umrechnung in Procente. Die Titration der concentrirten (1- und 2 proc.) Aussenlösungen wurde meist nur mit 2 oder 2,5 ccm vorgenommen; die Werthe sind zum Vergleiche mit den übrigen in entsprechender Umrechnung wiedergegeben. Im Laufe des ersten Tages wird die Concentration der Aussenlösung durch die Aufnahme des Salzes in die Zellen merklich herabgesetzt. Die Objecte kamen so beim Wechsel der Lösung in eine etwas concentrirtere Flüssigkeit; daher wurden die zum Vergleiche der definitiven Concentration des Presssaftes mit der Aussenconcentration nöthigen Bestimmungen der letzteren erst vom dritten Versuchstage an ausgeführt. Die Zahlen in Col. 3 beziehen sich auf das wasserhaltige, krystallisirte Salz (Tab. s. folg. Seite).

Der Presssaft enthält also, wie aus den mitgetheilten Zahlen zu ersehen ist, einen gewissen Bruchtheil der Aussenconcentration an Thiosulfat. Dieser Bruchtheil ist nun keineswegs überall der gleiche. In den gleichzeitig angesetzten Parallelversuchen mit demselben Material und verschiedener Salzconcentration der Aussenlösung ist jedoch die aufgenommene Salzmenge jener wenigstens

Versuche mit $Na_2S_2O_3$.

No.	Datum d. Versuchsanstellg.	Zusammenstzg. d. Aussenlösg.	Zeitraum zw. Versuchsanstellung und Analyse	Titer v. 5 ccm d. Aussenlösg.	Titer v. 5 ccm d. Presssaftes	Concentrat. d. Presssaftes, ausgedr. in % d. Aussenconcent.	Bemerkungen
1	20. 4.	0,2 %	1 Tag		1,5		Ohne Flüssigkeitswechsel.
			2 Tage	3,9	1,6	41 %	
2	22. 4.	„	1 Tag		1,45		
			2 Tage	3,85	1,45	37,7 %	
3	27. 4.	„	1 Tag		1,0		Vers. 3—5 m. Flüssigkeits-
			2 Tage	4,0	1,1		wechsel. 3 und 4 bei
			3 „		1,1	22,5 %	Zimmertemperatur.
4	28. 4.	„	1 Tag		1,0		
			2 Tage	4,15	1,0	22,5 %	
			3 „		1,2		
5a	29. 4.	„	1 Tag		1,1		5a bei Zimmertemperatur.
			2 Tage	4,0	1,0	25 %	
5b	29. 4.	„	1 Tag		1,0		5b in einem Kellerraume
			2 Tage	4,0	1,0	25 %	bei ca. 10° C.
6	30. 4.	„	1 Tag		11,8	28,2 %	
			2 Tage	41,5	11,6		
			4 „		14,0		
7a	5. 5.	0,5 %	3 „		3,8		7a—c im Eisschranke bei
			5 „	11,5	3,6	31,3 %	ca. 5° C., ohne Flüssig-
7b	5. 5.	7 %	3 „	23	5,5		keitswechsel.
			4 „		5,9	24,8 %	
			6 „		5,7		
			8 „		6,6		
7c	5. 5.	2 %	3 „	46	11,65		
			5 „		14,0	30,4 %	
			7 „		14,0		
7d	5. 5.	0,2 %	2 „	4,5	1,7	35,5 %	Gleichzeit. m. a—c in Eisver-
			4 „		1,5		packg. in geschützt. Kiste
							ausgesetzt. Tp. ca. 0,5° C.
8a	14. 5.	0,2 %	2 „	4,2	0,9		Bei Zimmertemperatur mit
			4 „		1,0	23,8 %	Flüssigkeitswechsel.
8b	14. 5.	0,8 %	2 „	16,9	2,9	17,7 %	
			4 „		3,1		
9a	8. 10.	0,5 %	1 Tag		1,4		9 und 10 mit Flüssigkeits-
			2 Tage		1,4		wechsel bei Zimmertem-
			3 „	10,3	1,3	13,6 %	peratur.
			4 „		1,4		
9b	8. 10.	2 %	1 Tag		4,15		
			2 Tage		5,5	13,2 %	
			3 „	41,1	5,4		
10a	11. 10.	0,5 %	2 „		1,4	13,6 %	
			3 „	10,25	1,4		
			5 „		1,6		
10b	11. 10.	2 %	2 „		6,4	15,1 %	
			3 „	41,05	6,0		

annähernd proportional. Diese Proportionalität wird in einer weiteren Versuchsreihe klarer hervortreten; zunächst handelt es sich für uns hauptsächlich um die Feststellung, dass die aufgenommene Thiosulfatmenge nicht eine constante ist, sondern in deutlicher Weise von der Aussenconcentration abhängt. Darin liegt nämlich der Beweis, dass die Herstellung des Diffusionsgleichgewichtes nicht deshalb unterbleibt, weil nur das Anion des Salzes das Protoplasma zu passiren vermag; wäre dies der Fall, so würde es nur so lange aufgenommen werden, als ein Austausch gegen ein Anion des Zellsaftes möglich wäre. Die so erreichte S_2O_3-Concentration des letzteren würde nur von dessen Zusammensetzung, nicht aber von der Aussenlösung abhängig sein.

Im übrigen zeigt sich eine deutliche Ungleichheit des zu verschiedenen Zeiten benützten Materials. Die allerersten Versuche ergaben einen ziemlich hohen Procentsatz des Salzes im Safte; weiterhin bewegte sich meistens der aufgenommene Bruchtheil zwischen 25 und 30% der Aussenconcentration. Die im October angestellten Versuche ergaben dagegen nur den niedrigen Procentsatz von 13—15%. Auch in anderen, bald mitzutheilenden Versuchen erwies sich das im October benützte Material, frisch aus dem Boden ausgehobene Knollen, verschieden von dem im April und Mai benutzten. Ob diese Erscheinungen mit der Periodicität der gesammten Lebensthätigkeit zusammenhängen, vermag ich natürlich erst dann zu entscheiden, wenn mir ein umfangreicheres, zu allen Jahreszeiten gesammeltes Beobachtungsmaterial zur Verfügung steht. Sicher ist jedoch, dass das für die Experimente reservirte Material sich beim Lagern im Keller im Laufe des Juni dermassen veränderte, dass es für diese Versuchsserie ganz unbrauchbar wurde. Die Ergebnisse mit der im folgenden mitzutheilenden Modification der Methode machten es wahrscheinlich, dass dies auf einer gesteigerten Empfindlichkeit der Versuchsobjecte für die äusseren Eingriffe zurückzuführen ist, da, wie gezeigt werden wird, auch zu jener Zeit die gleichen fundamentalen Gesetze den Stoffaustausch beherrschten.

Ziemlich unempfindlich war das Material dagegen, wie sich beiläufig ergab, und aus den Zahlen der Tabelle zu ersehen ist, gegen Schwankungen der Temperatur. Eine deutliche Reaction durch Aenderung des aufgenommenen Bruchtheiles war nicht zu erkennen.

Die wahrscheinlichste Deutung dieser Versuche ist von vornherein die, dass das S_2O_3-Ion, das wir ja bisher allein ins Auge

fassten, nur bis zu einem gewissen Bruchtheile der Aussenconcentration in die Zellen aufgenommen wird, und dann das weitere Eindringen eine Hemmung oder wenigstens eine ausserordentliche Verlangsamung erfährt. Doch wäre es a priori auch möglich, die Ergebnisse ohne Annahme einer derartigen Regulation zu deuten durch die Hypothese, dass die Zellen des Versuchsmateriales sich untereinander principiell verschieden in Bezug auf die Permeabilität verhalten. Wenn zum Beispiel etwa jede fünfte Zelle für $Na_2S_2O_3$ permeabel wäre, und das Salz bis zur Erreichung des Diffusionsgleichgewichtes aufnähme, alle übrigen Zellen sich dagegen als impermeabel erwiesen, so würden wir gleichfalls im Presssafte Thiosulfat in einer Concentration von 20% derjenigen der Aussenlösung wiederfinden. So wenig wahrscheinlich eine derartige Annahme erscheint, so musste sie dennoch Berücksichtigung finden, und zwar geschah dies durch Anstellung einer mikrochemischen Prüfung der zum Versuch benützten Objecte auf die Vertheilung des Thiosulfates im Gewebe. Ich benützte dazu eine 1 proc. Lösung von Silbernitrat, welche mit Thiosulfaten einen braungelben Niederschlag von Schwefelsilber erzeugt. Die Untersuchung zahlreicher Schnitte durch Mark und Holzkörper nach dieser Methode erlaubte zu constatiren, dass der Niederschlag sich in allen Zellen bildete, und zwar in annähernd gleichmässiger Vertheilung, so weit dies durch eine derartige mikrochemische Reaction controllirbar ist.

Wir kommen also zu dem Schlusse, dass das beobachtete Phänomen thatsächlich auf einer regulirten Aufnahme des Salzes beruht, welches nur bis zu einem gewissen Bruchtheil der Aussenconcentration in die Zellen Eingang findet. Nach dessen Erreichung wird die Permeabilität des Protoplasmas auf ein zeitweilig nicht nachweisbares Maass herabgedrückt.

Für die nähere Kenntniss dieser Erscheinungen ist nun eine Versuchsreihe von äusserster Wichtigkeit, die ich in analoger Weise bereits mit *Codium* angestellt habe. Die Versuchsobjecte wurden nämlich nach zweitägigem Aufenthalte in einer Thiosulfatlösung in eine verdünntere übertragen, deren Concentration etwa dem Salzgehalt entsprach, den die Objecte in der ersten Lösung angenommen hatten, oder ein wenig höher war. Obwohl also eine physikalische Ursache zur Exosmose des Salzes nicht gegeben war, fand stets eine wesentliche Herabsetzung seiner Concentration im Zellsafte statt. Die Erhöhung des osmotischen Druckes durch Zusatz von Saccharose hatte keinen Einfluss auf das Ergebniss (Vers. 3).

Das Experiment ist mir zu allen Zeiten mit absoluter Sicherheit geglückt. Befand sich das Material in gutem Zustande, so erfolgte die Erniedrigung der Innenconcentration im gleichen oder annähernd gleichen Verhältnisse wie die Concentrationserniedrigung der Aussenflüssigkeit. Mit anderen Worten, es wurde in beiden Lösungen die gleiche Proportion zwischen Innen- und Aussenconcentration hergestellt; das eine Mal durch Hemmung des weiteren Salzeintrittes nach Erreichung der Gleichgewichtslage, das andere durch Erniedrigung der Innenconcentration. Besonders in den im October angestellten Versuchen war die Proportionalität scharf zu beobachten. Aber auch zu den Zeiten, in denen das Material zur Ausführung der ersten Versuchsserie sich nicht mehr eignete, weil eine scharf definirte Gleichgewichtslage nicht zum Ausdruck kam, konnte dieser Versuch noch mit klarem eindeutigen Resultat durchgeführt werden. Nur wurde die Proportionalität nicht mehr so streng eingehalten. Ich lasse zunächst die experimentellen Belege folgen:

1. (Begonnen den 2. V.) Nach 2tägigem Aufenthalt in 2% $Na_2S_2O_3$:

Jodverbrauch von 5 ccm Presssaft: 12,25 ccm,
„ „ „ Aussenlösung: 40,75 „
Concentrationsverhältniss: $\frac{30,1}{100}$.

Es erfolgt Uebertragung in die auf das 3fache verdünnte Aussenlösung. Nach 2 Tagen ergiebt sich:

Jodverbrauch von 5 ccm Presssaft: 4,9 ccm,
„ „ „ Aussenlösung: 14,35 „
Concentrationsverhältniss: $\frac{34,0}{100}$.

2. (Begonnen den 17. V.) Nach 3tägigem Aufenthalt in 2% $Na_2S_2O_3$:

Jodverbrauch von 5 ccm Presssaft: 6,2 ccm,
„ „ „ Aussenlösung: 40,7 „
Concentrationsverhältniss: $\frac{15}{100}$.

Uebertragen in die fünffach verdünnte Aussenlösung.

Nach 24 Stunden: Jodverbrauch von 5 ccm Presssaft: 1,8 ccm,
„ „ „ Aussenlösung: 8,5 „
Nach 48 Stunden: „ „ „ Presssaft: 1,8 „
Concentrationsverhältniss: $\frac{21,2}{100}$.

Ein anderer Theil des Versuchsmaterials war nach 5 tägigem Aufenthalt in der 2 proc. Lösung in die verdünnte übertragen worden. Zu dieser Zeit verbrauchten 5 ccm des Presssaftes 6,4 ccm der Jodlösung. Nach 48 Stunden wurden folgende Werthe constatirt:

für den Jodverbrauch von 5 ccm Presssaft: 1,6 ccm,
" " " " " Aussenlösung: 8,4 "
Concentrationsverhältniss: $\frac{19}{100}$.

3. (Begonnen den 21. V.) Nach 2 tägigem Aufenthalt in 2 proc. Thiosulfatlösung ergaben sich folgende Werthe:

Jodverbrauch von 5 ccm Presssaft: 6,2 ccm,
" " " Aussenlösung: 40,9 "
Concentrationsverhältniss: $\frac{15,1}{100}$.

Nach Uebertragung in die fünffach verdünnte Lösung mit Zusatz von 10% Saccharose und 2 tägigem Aufenthalte in derselben wurde gefunden:

Jodverbrauch von 5 ccm Presssaft: 1,7 ccm,
" " " Aussenlösung: 8,6 "
Concentrationsverhältniss: $\frac{19,8}{100}$.

4. (Begonnen den 11. X.) Nach 2 tägigem Aufenthalte in 2 proc. Lösung wurde gefunden:

Jodverbrauch von 5 ccm Presssaft: 6,6 ccm,
" " " Aussenlösung: 41,05 "
Concentrationsverhältniss: $\frac{15,1}{100}$.

Ein Theil des Materials wurde in eine auf das dreifache verdünnte Lösung versetzt. Nach 48 Stunden fand ich:

Jodverbrauch von 5 ccm Presssaft: 2,1 ccm,
" " " Aussenlösung: 13,75 "
Concentrationsverhältniss: $\frac{15,3}{100}$.

Ein anderer Theil des gleichen Materials, der aus der 2 proc. in die nur $1\frac{1}{2}$ fach verdünnte Lösung übertragen worden war, ergab folgende Werthe:

Jodverbrauch von 5 ccm Presssaft: 4,3 ccm,
" " " Aussenlösung: 28,75 "
Concentrationsverhältniss: $\frac{14,9}{100}$.

In diesem Versuche mit dem frisch dem Boden entnommenen Material kam die Proportionalität der Concentrationen in den verschiedenen Lösungen zum deutlichsten Ausdruck. Das ist nicht der Fall in den im folgenden noch mitzutheilenden Versuchen, die im Juni angestellt worden waren, zu einer Zeit, in der bei dem continuirlichen Aufenthalt in der gleichen Lösung ein scharf definirter Gleichgewichtszustand nicht eintrat; die Concentrationserniedrigung beim Uebertragen in verdünntere Lösung ist jedoch auch hier zu beobachten.

5. (Begonnen den 10. V.) Nach 2tägigem Aufenthalt in 2 proc. Thiosulfatlösung wurde gefunden:

Jodverbrauch von 5 ccm Presssaft: 9,3 ccm,
„ „ „ Aussenlösung: 42 „
„ Concentrationsverhältniss: $\frac{22,2}{100}$.

Das Material wurde in die vierfach verdünnte Lösung übertragen. Es ergab sich nach 2 Tagen:

Jodverbrauch von 5 ccm Presssaft: 4,1 ccm,
„ „ „ Aussenlösung: 11,5 „
„ Concentrationsverhältniss: $\frac{35,5}{100}$.

6. (Begonnen den 15. VI.) Nach 4tägigem Aufenthalte in 2 proc. $Na_2S_2O_3$-Lösung wurde gefunden:

Jodverbrauch von 5 ccm Presssaft: 15,9 ccm,
„ „ „ Aussenlösung: 41 „
„ Concentrationsverhältniss: $\frac{38,3}{100}$.

Das in die dreifach verdünnte Lösung übertragene Material ergab nach 2 Tagen:

Jodverbrauch von 2.5 ccm Presssaft: 4,25 ccm,
„ „ „ Aussenlösung: 7,75 „
„ Concentrationsverhältniss: $\frac{54,8}{100}$.

Die mitgetheilten Zahlen illustriren das Gesagte in hinreichendem Maasse. Die Frage ist nunmehr noch, ob die Concentrationserniedrigung auf den Austritt von Thiosulfat aus der Zelle zurückzuführen ist, der in diesem Falle von der verdünnteren Lösung zur concentrirteren stattfinden würde, oder auf einen anderen Process, etwa die Oxydation des unterschwefligsauren Salzes zu Sulfat. Die Entscheidung wurde dermassen herbeigeführt, dass ich in Versuch 6 eine gewogene Menge des Versuchsmaterials in eine gemessene

Menge der Versuchsflüssigkeit übertrug, und gleichzeitig mit dem Salzverluste des Objectes die Salzzunahme in der Aussenlösung bestimmte; es ergab sich dabei ein nahezu identischer Werth für diese beiden Grössen:

10,1 g des Versuchsmaterials wurden in 50 ccm der Lösung übertragen. Vor der Uebertragung ergab eine Controllprobe des Materials für 5 ccm des Presssaftes einen Jodverbrauch von 15,9 ccm. Veranschlagen wir den Wassergehalt des Objectes auf 90 %, so würden die 10,1 g des Versuchsmaterials enthalten 31,09 mg S_2O_3. Nach Beendigung des Versuchs enthielt das Material nach analoger Berechnung 17,16 mg; der Verlust beträgt demnach 13,93 mg S_2O_3.

Andererseits verbrauchten vor Beginn des Versuchs 5 ccm der Aussenlösung 14,1 ccm, nach Beendigung desselben 15,5 ccm. Daraus berechnet sich für die 50 ccm der Aussenflüssigkeit eine Zunahme um 15,7 mg S_2O_3. Wir finden also mit einer in Anbetracht der Umstände befriedigenden Genauigkeit die aus dem Objecte ausgetretene Salzmenge in der Aussenlösung wieder. Dieser Versuch lehrt also, dass die Concentrationserniedrigung auf einen Salzaustritt aus der Zelle in die concentrirtere Aussenlösung zurückzuführen ist, und es geht ferner daraus hervor, dass die Zellen unseres Versuchsobjectes keine, oder wenigstens keine für uns in Betracht kommende Oxydationswirkung auf das Thiosulfat ausüben.

Wir können also auch bei diesem Versuchsobjecte deutlich die Fähigkeit nachweisen, den Salzgehalt im Innern der Zelle demjenigen der Aussenlösung entsprechend zu reguliren. Bei sehr gutem Zustande des Versuchsmaterials wird auf diese Weise in verschiedenen Lösungen eine Innenconcentration hergestellt, die der äusseren fast genau proportional ist; in anderen Fällen beobachten wir wenigstens eine gewisse Annäherung an diese Proportionalität. Bei der Aufnahme aus einer concentrirteren Aussenlösung in den verdünnteren Zellsaft genügt zur Ausführung der Regulation die einfache rechtzeitige Hemmung der Durchlässigkeit des Protoplasmas. Beim Austritt des Salzes aus der Zelle in die concentrirtere Aussenlösung ist dagegen ein Arbeitsaufwand gegen die Kräfte der Diffusion erforderlich. Dass solche Erscheinungen am thierischen Körper in reichstem Maasse, und auch bei der Pflanze wenigstens in einigen Fällen von Wassersecretion bereits bekannt sind, wurde schon in meiner früheren Arbeit erwähnt; immerhin haben unsere Ergebnisse etwas Ueberraschendes. Doch

kann bei der grossen Präcision, mit der die Reaction eintritt, bei der Grösse der Ausschläge, und bei der ausserordentlich günstigen anatomischen Beschaffenheit des Objectes ein Zweifel an der Thatsache nicht obwalten.

Hiermit hätten wir also an gänzlich verschiedenem Versuchsmaterial die principiellen Ergebnisse völlig bestätigt gefunden, die sich bereits aus den Experimenten mit *Codium* ergeben hatten. Diese Bestätigung ist um so werthvoller, als gerade für die zuletzt besprochene Versuchsreihe, in der die Bewegung des Salzes von dem Orte niederer zu dem höherer Concentration zu beobachten ist, jene Alge bei weitem kein so günstiges Material bildet als das Knollengewebe von *Dahlia*. Dort wirkt das Intercellularensystem in höherem Maasse störend, als bei der Berechnung der Tabellen veranschlagt wurde. Da wir jedoch die principiellen Ergebnisse an unserem jetzigen Objecte in noch klarerer Weise bestätigt finden, will ich von dem Versuch einer Umrechnung jener Tabellen Abstand nehmen. Im übrigen werden wir weiter unten noch Gelegenheit haben, die Erscheinungen an Meeresalgen noch eingehender zu besprechen.

Hier will ich nur erwähnen, dass ich auch an *Valonia macrophysa* ein analoges Verhalten constatiren konnte. Doch war die Menge des erreichbaren Versuchsmaterials nur gering, und dieses erwies sich vor allem als recht ungleichmässig; ich will daher von der Veröffentlichung dieser Ergebnisse vorläufig absehen, bis ich Gelegenheit habe, umfangreichere Erfahrungen mit dieser Pflanze zu sammeln.

II. Versuche mit Nitraten.

Ich komme nunmehr zur Besprechung einer Anzahl von Versuchen, die mit Natrium- und Ammoniumnitrat angestellt wurden. Wir betrachten zunächst die Ergebnisse der Salpeterbestimmungen, die nach der Methode von Schulze-Tiemann durch Reduction mittelst Eisenchlorür und gasometrischer Bestimmung des entstehenden NO ausgeführt wurden. Zur Verwendung gelangten bei jeder Bestimmung je 5—10 ccm der nitrathaltigen Flüssigkeiten.

Zunächst stellte ich im Frühjahr einige derartige Versuche an, die zum Theil noch ein weiteres Ziel verfolgten, das im folgenden Abschnitt Besprechung finden wird. In Bezug auf die Salpeter-

säure ergaben sie Resultate, die im grossen und ganzen mit denen der Thiosulfatversuchen übereinstimmten, und zwar sowohl bei constant erhaltenem Salpetergehalt der Aussenlösung, als auch bei Übertragung aus concentrirteren in verdünntere Lösungen. Kein besonderes Gewicht legte ich darauf, dass die Proportionalität nicht zu strengem Ausdrucke gelangte, und dass aus verdünnteren Lösungen relativ mehr von dem Salze aufgenommen wurde als aus concentrirteren; war doch auch bei jenen Versuchen die Proportionalität keine strenge, sondern nur eine mehr oder minder annähernde. Erst die im Herbst angestellten Versuche liessen die Bedeutung dieser Thatsache klar erkennen; in dieser Beziehung zeigte sich ein sehr charakteristischer Unterschied dieses Materials von dem im Frühjahr benutzten. Ich theile zunächst einige Belege aus den Frühjahrsversuchen mit. Die Analyseresultate sind in ccm des reducirten NO-Volumens (V_0) angegeben.

1. 1 % $NaNO_3$.
   Presssaft 10 ccm nach 2 Tagen: $V_0 = 4{,}7$
   „ „ „ 4 „ $V_0 = 4{,}55$
   Aussenlösung 5 ccm: $V_0 = 11{,}0$
   Concentrationsverhältniss: $\frac{21}{100}$.
2. 1 % NH_4NO_3.
   Presssaft 5 ccm nach 2 Tagen: $V_0 = 3{,}1$
   „ „ „ 3 „ $V_0 = 3{,}25$
   Aussenlösung 5 ccm: $V_0 = 11{,}3$
   Concentrationsverhältniss: $\frac{27{,}9}{100}$.
3. 1 % NH_4NO_3. Versuch im Eisschrank bei etwa 5° C.
   Presssaft 5 ccm nach 2 Tagen: $V_0 = 3{,}5$
   „ „ „ 4 „ $V_0 = 3{,}4$
   „ „ „ 6 „ $V_0 = 3{,}5$
   Aussenlösung 5 ccm: $V_0 = 11{,}2$
   Concentrationsverhältniss: $\frac{31{,}2}{100}$.
4. 1,5 % und 0,5 % NH_4NO_3.
   a) 1,5 % NH_4NO_3.
   5 ccm Presssaft nach 2 Tagen: $V_0 = 5{,}3$ ccm
   „ „ „ 4 „ $V_0 = 5{,}5$ „
   Aussenlösung 5 ccm: $V_0 = 16{,}7$ „
   Concentrationsverhältniss: $\frac{32}{100}$.

b) 0,5 % NH_4NO_3.

5 ccm Presssaft nach 2 Tagen:	$V_0 = 2,2$ ccm	
„ „ „ 4 „	$V_0 = 3,1$ „	
„ „ „ 6 „	$V_0 = 2,9$ „	
Aussenlösung 4 ccm:	$V_0 = 5,6$ „	

Concentrationsverhältniss: $\frac{53,6}{100}$.

5. Nach 3 tägigem Aufenthalte in 1,5 % $NaNO_3$ ergab sich:

für 5 ccm des Presssaftes: $V_0 = 3,1$

„ 5 „ der Aussenlösung: $V_0 = 16,4$

Concentrationsverhältniss: $\frac{18,9}{100}$.

Das Versuchsmaterial wurde in die fünffach verdünnte Lösung übertragen, nach 2 Tagen wurde gefunden:

für 15 ccm des Presssaftes: $V_0 = 5,0$

„ 5 „ der Aussenlösung: $V_0 = 5,6$

Concentrationsverhältniss: $\frac{28,8}{100}$.

Die Versuche lehren insgesammt, dass die Nitrate ebenso wie auch das Natriumthiosulfat in regulatorischer Weise von den Zellen aufgenommen und ausgeschieden werden. Die Versuche 4 und 5 weisen Abweichungen von der Proportionalität auf; dass diese Abweichungen aber in gesetzmässiger Weise auftreten, geht mit Sicherheit erst aus den im folgenden mitzutheilenden Versuchen hervor. Es zeigte sich nämlich, dass bei dem im October zu den Versuchen verwandten Material verhältnissmässig höhere Salpeterconcentrationen auftraten, wobei dann der charakteristische Unterschied im Verhalten zu den verschieden starken Lösungen klarer zum Ausdruck kam. Es mögen hierfür die Belege folgen.

6. 1 % und 0,5 % $NaNO_3$.

a) 1 % $NaNO_3$.

5 ccm Presssaft nach 1 Tage:	$V_0 = 5,3$ ccm
„ „ „ 2 Tagen:	$V_0 = 5,7$ „
„ „ „ 6 „	$V_0 = 5,9$ „
5 ccm Aussenlösung:	$V_0 = 11,3$ „

Concentrationsverhältniss: $\frac{51,3}{100}$.

b) 0,5 % $NaNO_3$.

5 ccm Presssaft nach 1 Tage: $V_0 = 4,7$ ccm
„ „ „ 3 Tagen: $V_0 = 5,4$ „
„ „ „ 5 „ $V_0 = 5,3$ „
5 ccm Aussenlösung: $V_0 = 5,6$ „

Concentrationsverhältniss: $\frac{94,6}{100}$.

Nach 24stündigem Aufenthalte in der 1proc. Lösung wurde ein Theil des Materials in eine 0,5proc. versetzt. Nach zwei Tagen wies es noch fast den gleichen Salpetergehalt auf: 5 ccm des Presssaftes ergaben das Gasvolumen $V_0 = 5,1$ ccm. Daraus berechnet sich das Concentrationsverhältniss: $\frac{91,1}{100}$, also nahezu das gleiche, das sich bei dem von vornherein in 0,5proc. Lösung versetzten gefunden hatte.

7. 1 % und 0,5 % $NaNO_3$.

a) 1 % $NaNO_3$.

5 ccm Presssaft nach 2 Tagen: $V_0 = 6,6$ ccm
„ „ „ 3 „ $V_0 = 6,8$ „
„ „ „ 4 „ $V_0 = 6,8$ „
Aussenflüssigkeit: $V_0 = 11,3$ „

Concentrationsverhältniss: $\frac{59,3}{100}$.

b) 0,5 % $NaNO_3$.

5 ccm Presssaft nach 2 Tagen: $V_0 = 5,9$ ccm
5 ccm Aussenlösung: $V_0 = 5,6$ „

Concentrationsverhältniss: $\frac{105,3}{100}$.

8. 1 % und 0.5 % NH_4NO_3.

a) 1 % NH_4NO_3.

5 ccm Presssaft nach 1 Tage: $V_0 = 8,2$ ccm
„ „ „ 2 Tagen: $V_0 = 8,4$ „
5 ccm Aussenlösung: $V_0 = 13,0$ „

Concentrationsverhältniss: $\frac{63,8}{100}$.

b) 0,5 % NH_4NO_3.

5 ccm Presssaft nach 24 Stunden: $V_0 = 6,4$ ccm
5 ccm Aussenlösung: $V_0 = 6,5$ „

Concentrationsverhältniss: $\frac{98,5}{100}$.

9. 1 % und 0,4 % NH_4NO_3.

a) 1 % NH_4NO_3.

5 ccm Presssaft nach 2 Tagen: $V_0 = 8,9$ ccm
„ „ „ 3 „ $V_0 = 9,0$ „
5 ccm Aussenlösung: $V_0 = 13,2$ „
Concentrationsverhältniss: $\frac{67,8}{100}$.

b) 0,4 % NH_4NO_3.

5 ccm Presssaft nach 2 Tagen: $V_0 = 5,4$ ccm
5 ccm Aussenlösung: $V_0 = 5,3$ „
Concentrationsverhältniss: $\frac{101,9}{100}$.

Eine gewisse Aufklärung erhält dieser Unterschied zwischen dem Frühjahrs- und dem Herbstmaterial durch folgende Beobachtungen: Im Frühjahr ergab die wiederholte Untersuchung der normalen Knollen auf gespeicherten Salpeter für 5 ccm Presssaft etwa den Werth $V_0 = 0,2$ ccm, der bei der Untersuchung der Aufnahme des Salzes aus den Lösungen vernachlässigt werden konnte. Im Herbst enthalten dagegen die Knollen weit mehr Salpeter: es ergaben sich für 5 ccm Presssaft Werthe von $V_0 = 4$ ccm bis $V_0 = 6$ ccm. Zweifellos wird dieser gespeicherte Salpeter während der Ruheperiode umgewandelt. Für unsere Versuche wird hierdurch eine Complication herbeigeführt: in den Herbstversuchen ist für einen klaren Einblick in die Vorgänge die Berücksichtigung des ursprünglichen Salpetergehaltes nöthig. Es wurde nun eine Knolle zerschnitten und die Stücke durcheinander gemengt. Eine Probe von 5 ccm Presssaft ergab den Werth $V_0 = 4,3$ ccm. Ein Theil des Materials wurde nun in 0,5 %, ein anderer in 1 % $NaNO_3$-Lösung übertragen. Nach drei Tagen ergaben sich für je 5 ccm der Presssäfte die Werthe $V_0 = 5,6$ resp. $V_0 = 6,3$; für die Aussenlösungen $V_0 = 5,7$ und $V_0 = 11,6$ ccm. In beiden Lösungen hat also Aufnahme stattgefunden, die aber zu verschiedenen Gleichgewichten führt. Diese Versuche, die noch mancher Ergänzung bedürfen, lehren also, dass wir bei der Untersuchung von Stoffen, die im normalen Umsatz eine Rolle spielen, zu sehr complicirten Verhältnissen gelangen, im Gegensatz zu den einfachen Verhältnissen, die wir in den Versuchen mit $Na_2S_2O_3$ fanden.

III. Das Verhalten in Ammonsalzlösungen.

Als ich mit den in dieser Mitteilung beschriebenen Versuchen begann, war ich bemüht, eine Anzahl von Salzen aufzufinden, die bezüglich der Aufnahme durch unser Versuchsobject sich möglichst verschieden verhalten würden. Ich beabsichtigte zunächst vergleichende Versuchsreihen mit den Nitraten der Alkali- und Erdalkalimetalle durchzuführen, in der Erwartung, hierbei auf Verschiedenheiten betreffs der Salpetersäureaufnahme zu stossen. Ich stiess aber, als ich mit 1 % $Mg(NO_3)_2$ und $Ca(NO_3)_2$ arbeitete, auf etwa die gleichen Concentrationsverhältnisse, die ich damals, im Frühjahr, in den Versuchen mit $NaNO_3$ und NH_4NO_3 gefunden hatte, nämlich $\frac{28,9}{100}$ bei $Mg(NO_3)_2$ und $\frac{27,6}{100}$ bei $Ca(NO_3)_2$. Andrerseits fand ich, als ich aus 1 % Lösungen von NH_4Cl und $Mg(SO_4)_2$ die NH_4-Aufnahme nach zweitägigem Verweilen des Objectes untersuchte, den aufgenommenen Procentsatz höher, als in den Nitratversuchen, unter sich aber fast identisch, nämlich 41,7 % und 44,3 %. Da diese Ergebnisse den Eindruck erweckten, als ob jedes Ion, gleichviel in welcher Zusammensetzung es dargeboten wird, in gleicher Weise Aufnahme findet, so änderte ich meine Versuchsmethode: ich studirte gleichzeitig das Eindringen der beiden Ionen des im Aussenmedium gelösten Salzes, und benützte zu dieser Untersuchung Ammoniumnitrat und Ammoniumthiosulfat. Die NH_4-Bestimmungen wurden durch Abdestilliren mit MgO und Auffangen des NH_3 in titrierter H_2SO_4 ausgeführt. Es wurde wiederholt festgestellt, dass aus dem normalen Safte bei dieser Behandlung nie Ammoniak überging.

Zur Demonstration der Gleichgewichtslage bei Verweilen in einer Lösung von constantem Gehalt eignen sich freilich die Ammonsalze nicht so sehr, wie die Natriumsalze. Die Concentration des NH_4-Ion gelangt auf diese Weise selten zur völligen Constanz: es ist zwar auch hier die nach 1—2 Tagen eintretende Herabsetzung der Permeabilität nicht zu verkennen, doch kommt es dabei selten zur völligen Hemmung, so dass die Existenz einer physiologischen Gleichgewichtslage für Ammonium erst durch den Uebertragungsversuch in verdünntere Lösung erbracht werden kann. Aber auch die Aufnahme des Anions vollzieht sich nicht ganz in der regelmässigen Weise wie bei den Na-Salzen. Neben den ziemlich demonstrativen Versuchen mit NH_4NO_3, die im vorigen

Abschnitte angeführt wurden, kommen auch solche vor, die grössere Unregelmässigkeiten aufweisen.

Aber diejenige Thatsache, auf die es uns hier ankommt, lässt sich bei den Ammonsalzen auf das deutlichste nachweisen: dass nämlich die Ionen des im Aussenmedium gelösten Salzes in ungleichen Verhältnissen aufgenommen werden. Ich habe auch diesen Versuch in häufiger Wiederholung ausgeführt, weil ich hoffte, daran das Studium eines von den bisherigen abweichenden Regulationsvorganges schliessen zu können, und mir dazu eine breitere Basis schaffen wollte; auf was für Schwierigkeiten ich dabei stiess, wird noch gezeigt werden. Jedenfalls verfügen wir über ein reichliches und eindeutiges Beobachtungsmaterial.

In sämmtlichen Versuchen wird NH_4 in annähernd gleichem Verhältniss aus den Aussenlösungen aufgenommen; was die Aufnahme der betreffenden Anionen betrifft, so zeigen Versuche mit $(NH_4)_2S_2O_3$ und die Frühjahrsversuche mit NH_4NO_3 besonders deutlich, dass hiervon ein weit geringerer Bruchtheil eindringt als vom NH_4-Ion. In den Herbstversuchen mit dem letzteren Salze ist das gleiche der Fall, doch sind sie in Folge der oben mitgetheilten Thatsachen weniger deutlich; sie sind jedoch der Vollständigkeit halber unter III angeführt.

Als gefundener Werth ist in den Belegen die Anzahl ccm $\frac{n}{10}$ NaOH angeführt, der die abdestillirte NH_3-Menge entspricht.

I. Frühjahrsversuche mit NH_4NO_3.

1. 1%; vgl. Abschnitt II, Vers. 2, wo die in diesem Versuche gefundenen NO_3-Werthe mitgeteilt sind;

10 ccm Presssaft entsprechen nach 2 Tagen: 5,1 ccm $\frac{n}{10}$ NaOH

„ „ „ „ „ 3 Tagen: 5,2 ccm $\frac{n}{10}$ NaOH

10 ccm Aussenlösung entsprechen: 11,6 ccm: $\frac{n}{10}$ NaOH

Concentrationsverhältniss für NH_4 : $\frac{44}{110}$

Als Concentrationsverhältniss für NO_3 hatte sich ergeben: $\frac{24,9}{100}$.

2. 1%: vgl. Abschnitt II, Vers. 3. Im Eisschrank bei 5° C.

10 ccm Presssaft entsprechen nach 2 Tagen: 4,4 ccm $\frac{n}{10}$ NaOH

„ „ „ „ „ 4 „ 5,2 ccm $\frac{n}{10}$ NaOH

10 ccm Presssaft entsprechen nach 6 Tagen: 5,6 ccm $\frac{n}{10}$ NaOH

10 ccm Aussenlösung entsprechen: 11,2 ccm $\frac{n}{10}$ NaOH.

Das Concentrationsverhältniss für NH_4 ist während der Versuchsdauer von $\frac{39,3}{100}$ auf $\frac{50}{100}$ gestiegen, während dasjenige für NO_3 constant $\frac{31,2}{100}$ betrug.

3. 1,5 % und 0,5 %; vergl. Abschn. II, Vers. 4a und 4b.

a) 1,5 %.

10 ccm Presssaft entsprechen nach 2 Tagen: 7,05 ccm $\frac{n}{10}$ NaOH

" " " " 3 " 7,3 ccm $\frac{n}{10}$ NaOH

100 ccm Aussenlösung entsprechen: 18,3 ccm $\frac{n}{10}$ NaOH.

Concentrationsverhältniss nach 3 Tagen: $\frac{39,9}{100}$, während es für NO_3 betragen hatte: $\frac{32}{100}$.

b) 0,5 %.

10 ccm Presssaft entsprechen nach 2 Tagen: 3,5 ccm $\frac{n}{10}$ NaOH

" " " " 4 " 4,3 ccm $\frac{n}{10}$ NaOH

" " " " 6 " 4,2 ccm $\frac{n}{10}$ NaOH

10 ccm Aussenlösung entsprechen: 5,6 ccm $\frac{n}{10}$ NaOH.

Das Concentrationsverhältniss ist von $\frac{62,5}{100}$ auf $\frac{75}{100}$ gestiegen, während die Salpeterbestimmungen $\frac{53,6}{100}$ als Maximum ergeben hatten.

Ich füge noch zwei weitere Versuche hinzu, bei denen auch die Salpeterbestimmungen keine ganz scharf bestimmte Gleichgewichtslage ergeben hatten, die aber trotzdem das für uns jetzt im Vordergrunde stehende Phänomen hinreichend klar demonstriren.

4. 1 % NH_4NO_3.

10 ccm Presssaft entsprechen nach 2 Tagen: 4,5 ccm $\frac{n}{10}$ NaOH

" " " " 4 " 6,6 ccm $\frac{n}{10}$ NaOH

10 ccm Presssaft entsprechen nach 2 Tagen: 4.5 ccm $\frac{n}{10}$ NaOH

10 ccm Aussenlösung entsprechen: 11.6 ccm $\frac{n}{10}$ NaOH.

Das Concentrationsverhältniss war von $\frac{38,8}{100}$ auf $\frac{62}{100}$ gestiegen, während die gleichzeitig angestellten Salpeterbestimmungen die Werthe $\frac{27,8}{100}$, $\frac{35,2}{100}$ und $\frac{50,9}{100}$ betrugen.

5. 0,5 % NH_4NO_3.

10 ccm Presssaft entsprechen nach 2 Tagen: 1,9 ccm $\frac{n}{10}$ NaOH

„ „ „ „ 4 „ 2,4 ccm $\frac{n}{10}$ NaOH

„ „ „ „ 6 „ 2,6 ccm $\frac{n}{10}$ NaOH

10 ccm Aussenlösung entsprechen: 5,7 ccm $\frac{n}{10}$ NaOH.

Das Concentrationsverhältniss betrug demnach anfangs $\frac{33,3}{100}$ und stieg dann auf $\frac{43,9}{100}$, während die gleichzeitigen NO_3-Bestimmungen die Werthe $\frac{21,5}{100}$, $\frac{30,8}{100}$ und $\frac{24,6}{100}$ ergaben.

Ich lasse nunmehr die Versuche mit $(NH_4)_2S_2O_3$ folgen. Sie ergaben auch in Bezug auf das Anion im ganzen wenig constante Resultate, liessen aber die Thatsache, dass verhältnissmässig mehr von dem Kation aufgenommen wird, deutlich erkennen.

II. Versuche mit $(NH_4)_2S_2O_3$.

1. 1,5 %. Den 11. V.

10 ccm Presssaft entsprechen nach 2 Tagen: 5,6 ccm $\frac{n}{10}$ NaOH

„ „ „ „ 4 „ 7,2 ccm $\frac{n}{10}$ NaOH

11 ccm Aussenlösung entsprechen: 18,1 ccm $\frac{n}{10}$ NaOH.

Das Concentrationsverhältniss betrug also nach 2 Tagen $\frac{30,9}{100}$, nach 4 Tagen $\frac{39,8}{100}$; die entsprechenden Bestimmungen ergaben für S_2O_3 die Werthe $\frac{17,3}{100}$ und $\frac{24,7}{100}$.

2. 0,5 %. Den 14. V.

10 ccm Presssaft entsprechen nach 2 Tagen:	3,2 ccm $\frac{n}{10}$ NaOH
" " " " 4 "	4,4 ccm $\frac{n}{10}$ NaOH
" " " " 6 "	4,6 ccm $\frac{n}{10}$ NaOH

10 ccm Aussenlösung entsprechen: 6,3 ccm $\frac{n}{10}$ NaOH.

Daraus berechnen sich die Concentrationsverhältnisse $\frac{50,0}{100}$ und $\frac{71,3}{100}$, während als entsprechende Werthe für S_2O_3 gefunden wurden: $\frac{27,3}{100}$, $\frac{49,3}{100}$ und $\frac{51,2}{100}$.

3. 1 % $(NH_4)_2S_2O_3$. Den 8. X.

10 ccm Presssaft entsprechen nach 2 Tagen:	4,4 ccm $\frac{n}{10}$ NaOH
" " " " 4 "	5,2 ccm $\frac{n}{10}$ NaOH

100 ccm Aussenlösung entsprechen: 11,1 ccm $\frac{n}{10}$ NaOH

Concentrationsverhältnisse für NH_3: $\frac{39,6}{100}$ und $\frac{46,8}{100}$; die entsprechenden Werthe: $\frac{19,1}{100}$ und $\frac{29,4}{100}$.

Diese Versuche sind also weniger klar als die mit NH_4NO_3 angestellten; es mag wohl sein, dass das Salz in Folge seiner stärkeren Hydrolyse und dem damit verbundenen Gehalt an schwefliger Säure giftiger wirkt als $Na_2S_2O_3$. Aeusserst instructiv waren dagegen wieder die Herbstversuche mit NH_4NO_3, die ich im folgenden wiedergebe.

III. Versuche mit NH_4NO_3 im Herbste.

1. 1 % und 0,5 %; vergl. die entsprechenden Salpeterbestimmungen in Abschnitt II, Vers. 8a und 8b.

a) 1 %.

10 ccm Presssaft entsprechen nach 1 Tag:	4,4 ccm $\frac{n}{10}$ NaOH
" " " " 2 Tagen:	6,0 ccm $\frac{n}{10}$ NaOH

10 ccm Aussenlösung entsprechen: 11,9 ccm $\frac{n}{10}$ NaOH.

Daraus berechnen sich die Concentrationsverhältnisse für NH_3 zu $\frac{37,0}{100}$ und $\frac{50,4}{100}$, während die entsprechenden Werthe für NO_3 waren: $\frac{63,0}{100}$ und $\frac{63,8}{100}$.

b) 0,5 %.

10 ccm Presssaft entsprechen nach 1 Tag: 2,6 ccm $\frac{n}{10}$ NaOH

" " " " 2 Tagen: 3,6 ccm $\frac{n}{10}$ NaOH

10 ccm Aussenlösung entsprechen: 5,8 ccm $\frac{n}{10}$ NaOH.

Daraus ergeben sich die Concentrationsverhältnisse $\frac{46,7}{100}$ und $\frac{65,6}{100}$, während der entsprechende Werth für NO_3 schon nach einem Tage die Höhe von $\frac{98,5}{100}$ erreicht hatte.

2. 1 % und 0,4 %; vergl. Abschn. II, Vers. 9a und b.

a) 1 %.

10 ccm Presssaft entsprechen nach 2 Tagen: 6,3 ccm $\frac{n}{10}$ NaOH

" " " " 3 " 6,7 ccm $\frac{n}{10}$ NaOH

10 ccm Aussenlösung entsprechen: 11,9 ccm $\frac{n}{10}$ NaOH.

Daraus berechnen sich für NH_3 die Concentrationsverhältnisse $\frac{52,9}{100}$ und $\frac{56,3}{100}$, während für NO_3 gefunden wurde $\frac{67,8}{100}$.

b) 0,4 %.

10 ccm Presssaft entsprechen nach 2 Tagen: 2,4 ccm $\frac{n}{10}$ NaOH

[redacted]

besteht; es wird hier die Ammonconcentration so lange herabgesetzt, bis sie etwa 80 % der Aussenconcentration beträgt. Hand in Hand geht damit auch eine Ausscheidung des betreffenden Anions, doch pflegt sie bedeutend geringer zu sein, als diejenige, die wir bei den Na-Salzen beobachten. Die Zahlenwerthe sind im folgenden mitgetheilt.

1. Im oben unter I, 3a mitgetheilten Versuche wurde ein Theil des Versuchsmaterials nach 2tägigem Verweilen in 1,5proc. Lösung in eine andere übertragen, die ich durch Verdünnen des ursprünglichen Aussenmediums auf das 2½fache erhielt. Im Moment der Uebertragung entsprachen:

10 ccm des Presssaftes . . 7,05 ccm $\frac{n}{10}$ NaOH;

Concentrationsverhältniss . $\frac{39,0}{100}$;

nach 48 Stunden fand sich folgendes:

10 ccm des Presssaftes entsprechen: 5,7 ccm $\frac{n}{10}$ NaOH

„ der Aussenlösung „ 7,7 ccm $\frac{n}{10}$ NaOH.

Concentrationsverhältniss: $\frac{74,0}{100}$.

Obwohl also im Moment der Uebertragung Aussenconcentration und Innenconcentration annähernd übereinstimmten, hat doch noch eine beträchtliche Erniedrigung der letzteren stattgefunden.

Gleichzeitig war auch eine Erniedrigung der Salpeterconcentration eingetreten: Bei Beginn des Versuches ergaben 5 ccm den Werth $V_0 = 5,3$, nach Beendigung $V_0 = 4,2$ ccm; die dazugehörigen Werthe des Concentrationsverhältnisses sind $\frac{32}{100}$ und $\frac{55,3}{100}$.

2. Am 9. V. wurde ein diesbezüglicher Versuch mit $(NH_4)_2S_2O_3$ begonnen. Nach 2tägigem Aufenthalt in 1,5 % Lösung wurden zunächst folgende Werthe gefunden:

für NH_3: 10 ccm des Presssaftes entspr.: 6,8 ccm,
10 ccm der Aussenlösung „ 19,6 ccm,

Concentrationsverhältniss: $\frac{34,7}{100}$.

für S_2O_3: 5 ccm des Presssaftes verbr.: 11,8 ccm $\frac{n}{100}$ I.

5 ccm der Aussenlösung „ 52,5 ccm $\frac{n}{100}$ I.

Concentrationsverhältniss: $\frac{22,5}{100}$.

Nach Uebertragung in die 2,5fach verdünnte Lösung und 2tägigem Verweilen in derselben fand sich:

für NH_3: 10 ccm des Presssaftes entspr.: 6,4 ccm,
10 ccm der Aussenlösung „ 8,2 ccm,
Concentrationsverhältniss: $\frac{78,0}{100}$.

für S_2O_3: 5 ccm des Presssaftes verbr.: 8,75 ccm $\frac{n}{100}$ I.
5 ccm der Aussenlösung „ 23,0 ccm $\frac{n}{100}$ I.
Concentrationsverhältniss: $\frac{38,0}{100}$.

3. In dem oben unter III, 2a mitgetheilten Versuche wurde nach 2tägigem Aufenthalt in 1proc. NH_4NO_3-Lösung ein Theil des Materials in 0,5proc. übertragen. Zu diesem Zeitpunkte betrug das Concentrationsverhältniss für NH_4 $\frac{52,9}{100}$, für NO_3 $\frac{67,8}{100}$. Nach 2tägigem Aufenthalt in der verdünnteren Lösung fanden sich folgende Werthe:

für NH_3: 10 ccm des Presssaftes entspr.: 5,4 ccm,
„ der Aussenlösung „ 6,6 ccm,
Concentrationsverhältniss: $\frac{81,8}{100}$.

für NO_3: 5 ccm des Presssaftes ergeben: $V_0 = 7,2$,
„ der Aussenlösung „ $V_0 = 5,8$.
Concentrationsverhältniss: $\frac{124,1}{100}$.

Ziehen wir nun die unmittelbaren Schlussfolgerungen aus diesen nicht gerade leicht zu übersehenden Versuchen. Für das Verhalten des NH_4-Ion bei Aufnahme aus Lösungen mit constantem Gehalt lässt sich zunächst bei allen Versuchen constatiren, dass nach Erreichung eines Concentrationsverhältnisses von etwa $\frac{40}{100}$—$\frac{50}{100}$ die Aufnahme stark verlangsamt, nur selten ganz gehemmt wird. Sehr deutlich lässt sich die physiologische Gleichgewichtslage durch Uebertragung in verdünntere Lösungen demonstriren. Es wird dabei je nach den Umständen die NH_4-Concentration im Innern mehr oder weniger erniedrigt, und wir erhielten in den drei unter recht verschiedenen Bedingungen angestellten Versuchen (mit NH_4NO_3 im Frühjahr, mit NH_4NO_3 im Herbste, und mit $(NH_4)_2S_2O_3$) die relativ nahe zusammenfallenden Werthe: $\frac{74,0}{100}$, $\frac{78,0}{100}$

und $\frac{81,8}{100}$. In der Nähe dieser Concentrationsverhältnisse dürfen wir wohl die Gleichgewichtslage suchen; für stärkere Lösungen mag sie wohl etwas niedriger liegen. Ein Unterschied zwischen dem Frühjahrs- und Herbstmaterial ist hierbei nicht nachweisbar.

Das Verhalten der Anionen lässt sich am besten an den NH_4NO_3-Versuchen studiren: die Ergebnisse gleichen ganz den mit $NaNO_3$ gewonnenen. Der Gleichgewichtszustand für NO_3 liegt im Frühjahr bedeutend niedriger als für NH_3, im Herbste dagegen in 0,5proc. Lösungen bedeutend höher. Bei der Uebertragung in verdünntere Lösungen wird auffallend wenig NO_3 abgegeben; in Versuch 3 kam es nicht einmal zur Herstellung des Concentrationsgleichgewichtes.

Die $(NH_4)_2S_2O_3$-Versuche fallen am wenigsten befriedigend aus, doch lehren auch sie, dass bei Aufnahme aus einer Lösung mit constantem Gehalte relativ weniger S_2O_3 als NH_4 in die Zellen eintritt, und dass bei Uebertragung in verdünntere Lösung gleichfalls für S_2O_3 ein niedrigeres Concentrationsverhältniss hergestellt wird.

Aus diesen Versuchen ist zu entnehmen, dass für das physiologische Gleichgewicht bei der Aufnahme eines Salzes die Ionen von grösserer Bedeutung sind, als der undissociirte Antheil. Käme es nur auf diesen letzteren an, und würde ein bestimmtes Concentrationsverhältniss der undissociirten Salzmoleküle in der Innen- und Aussenlösung hergestellt werden, so würden die beiden Ionen des Salzes in äquivalenten Mengenverhältnissen in die Zelle aufgenommen werden. Aus unseren Versuchen ergiebt sich dagegen, dass die Herstellung des Gleichgewichtes für Anion und Kation in verschiedenen Mengenverhältnissen, und in zeitlicher Unabhängigkeit erfolgt.

Andererseits stimmt das Verhalten des Versuchsobjectes gegenüber demselben Ion im grossen und ganzen stets überein, wenn es auch in verschiedener Zusammensetzung geboten wird. Das gleichmässige Verhalten gegenüber dem NH_4-Ion unter verschiedenen Umständen, sowie andererseits die Uebereinstimmung der Versuche mit NH_4NO_3 und $NaNO_3$ illustriren diese Thatsache am besten. Immerhin haben wir auch Andeutungen für die gelegentliche Beeinflussung des Verhaltens dem Anion gegenüber durch die Natur des Kations; die Uebertragungsversuche mit den Ammonsalzen scheinen darauf hinzuweisen. Doch haben hier noch ausgedehntere Untersuchungen einzusetzen.

Fragen wir uns nun nach dem Zustandekommen der beobachteten Erscheinungen. Da ist in erster Linie die Beobachtung wichtig, dass unter allen Umständen die neutrale Reaction der Aussenflüssigkeit erhalten bleibt. Daraus geht hervor, dass, wenn ein grösserer Bruchtheil vom Ammon aufgenommen wird, als von dem dazugehörigen Anion, die entsprechende Menge eines andern Metall-Ions aus der Zelle in die Aussenflüssigkeit treten muss; ich hoffte daran Untersuchungen über die Regulation der austretenden Stoffe knüpfen zu können. Doch wurde dies durch den Umstand erschwert, dass stets, auch beim Liegen in Leitungswasser, Salze, insbesondere die Ionen SO_4 und K, aus den Zellen austreten. Die Verhältnisse werden dadurch sehr complicirt, denn es kann sich unter diesen Umständen nicht um principielle Veränderungen der Permeabilität handeln, die den oben dargelegten Effect des Ionen-Austausches herbeiführen. Es könnte sich höchstens noch um Regulationen der relativen Durchtrittsgeschwindigkeit handeln, die sich jedoch nicht mit Sicherheit auf Grund dieser Versuche behaupten lassen.

Ich will hier noch die Besprechung einiger Versuche anknüpfen, die streng genommen nicht in diese Mittheilung gehören, welche die Aufnahme anorganischer Salze zum Gegenstande hat; sie werden in einer sich unmittelbar anschliessenden Untersuchung über das Verhalten den Kohlenstoffverbindungen gegenüber eingehendere Bearbeitung finden. Es handelt sich um Erfahrungen über die Aufnahme von Ammonformiat, die ich hier anführe, weil sie in gewisser Hinsicht für die Kritik unserer Versuchsergebnisse von Bedeutung sind.

Während, wie wir sahen, in den anderen Fällen das NH_4-Ion bei seiner Aufnahme in die Pflanzenzelle gleich den übrigen Ionen einer Regulation unterworfen ist, kam ich in den Versuchen mit ameisensaurem Ammon zu einem abweichenden Resultat: hier war eine glatte Aufnahme bis zum Concentrationsgleichgewichte zu beobachten.

Vers. I. Dieser Versuch wurde wie der folgende im Eisschranke ohne Flüssigkeitswechsel ausgeführt; daher wurde die ursprünglich 1proc. Lösung verändert, und zwar in Folge ungleicher Materialmengen in etwas verschiedenem Maasse.

10 ccm des Presssaftes	ergeben nach	48 Stunden:	14,3 mg NH_3,
„ „ „	„ „	4 Tagen:	16,1 „ „
„ der Aussenlösung	„ „	4 „	16,4 „ „

Vers. II.

10 ccm des Presssaftes	ergeben nach	48 Stunden:	15,2 mg NH_3,
„ „ „	„ „	4 Tagen:	17,4 „ „
„ der Aussenlösung	„ „	4 „	17,5 „ „

Vers. III. 0,75 % $CH_3O_2NH_3$.

10 ccm des Presssaftes	ergeben nach	48 Stunden	9,3 mg NH_3,
„ „ „	„ „	5 Tagen	11,9 „ „
„ „ „	„ „	7 „	12,0 „ „
„ der Aussenlösung	ergeben		12,1 „ „

Es kommt also in diesen Versuchen zu einer, wenn auch nicht raschen Herstellung des Concentrationsgleichgewichtes. Worauf das beruht, ist eine besondere Frage, die uns später bei der Betrachtung des Austausches organischer Verbindungen beschäftigen wird. Es ist wohl denkbar, dass hier die starke Hydrolyse des Salzes und das Eindringen der freien Säure und Base eine Rolle spielt. Hier interessirt uns das Ergebniss, wie gesagt, nur insofern, als es für die Kritik der gesammten Versuchsreihen in dem nunmehr ausführlich darzulegenden Punkte von Wichtigkeit ist.

In meiner Arbeit über „Regulationserscheinungen etc.“ (l. c., p. 246 und 248) habe ich die Möglichkeit erörtert, dass anorganische Salze im Protoplasmakörper vermöge besonderer Affinitäten gespeichert werden könnten. Dadurch, dass nun diese Salze beim Auspressen des Objectes in den Zellsaft gelangen, könnte sich gegebenen Falls bei der Untersuchung des Presssaftes ein unrichtiges Bild der thatsächlichen Verhältnisse ergeben. An der citirten Stelle wurde auch der Gedankengang entwickelt, auf Grund dessen man gröbere Fehler dieser Art durch Vergleichung des osmotischen Druckes der lebenden Zelle mit dem Ergebnisse der kryoskopischen Untersuchung des Presssaftes entdecken kann.

Auf die Benützung dieses Kriteriums musste ich nun hier verzichten; denn es haben inzwischen von anderer Seite angestellte, noch unveröffentlichte Untersuchungen ergeben, dass der Vergleichung dieser Methoden mitunter nicht unbeträchtliche Fehlerquellen anhaften. Vor Publication dieser Ergebnisse ist für mich deren Anwendung nicht möglich. Es ist daher nicht unwichtig, dass, wie ich im folgenden darlegen will, die Versuche

mit dem Ammonformiat sich in anderer Weise als Kriterium für den fraglichen Punkt verwenden lassen.

Die erörterte Möglichkeit der Salzspeicherung wäre nur dann von Bedeutung, wenn sie in beträchtlichem Maasse stattfände. Kleinere Differenzen zwischen dem Salzgehalte des Protoplasmakörpers und dem des Zellsaftes sind gewiss vorhanden, können aber das Resultat bei der bedeutend überwiegenden Menge des Zellsaftes nicht beeinflussen. Anders, wenn das Salzspeicherungsvermögen des Protoplasten sehr gross wäre, und sich dadurch das merkwürdige Verhalten bei Uebertragung der Objecte aus concentrirteren in verdünntere Lösungen erklären liesse. Das wäre aber nur dann möglich, wenn der dünne Protoplasmabeleg der Zellen die gesammte Salzmenge, oder deren grössten Theil gespeichert enthielte, während der Zellsaft sehr salzarm, wenn nicht salzfrei bliebe. Dann würde jenes mehrfach erwähnte Phänomen nur scheinbar auf einer Wanderung des Salzes von der verdünnteren Lösung in die concentrirtere beruhen; es könnte sich dann einfach darum handeln, dass der Protoplasmakörper seinen Salzgehalt, der natürlich bedeutend grösser wäre als derjenige der Aussenlösung, entsprechend der Concentration der letzteren durch Salzabgabe regulirte.

Nun hat allerdings diese ganze Annahme von vornherein wenig für sich. Schon dass eine derartige relativ grosse Salzanhäufung in dem zarten Plasmabelag der Zellen stattfinden könnte, ohne jenen zu schädigen, ist schwer denkbar. Sodann wäre unter solchen Umständen die Regelmässigkeit der Resultate höchst überraschend; denn da niemals auf ein völliges Auspressen der Objecte geachtet wurde, war eine gleichmässige Mischung des Protoplasmas und des Zellsaftes nicht zu erwarten; und wir würden in dem Presssafte einen sehr schwankenden Salzgehalt zu erwarten haben.

Immerhin ist es werthvoll, dass die Ammonformiatversuche einen festen Anhaltspunkt in dieser Richtung gewähren. Dass deren Ergebnisse auf einem zum Concentrationsgleichgewicht führenden Eindringen des Salzes beruhen, steht wohl ausser Zweifel. Denn dass eine Speicherung im Protoplasma und eine gleichzeitige Hemmung der Aufnahme in den Zellsaft stets zufällig gerade zu einer Uebereinstimmung der Concentration des Presssaftes und der Aussenlösung führen sollte, ist doch mehr als unwahrscheinlich, zumal die physiologischen Gleichgewichte auch in den günstigsten Fällen um mehrere Procente differiren. Daraus geht aber hervor,

dass der Protoplasmakörper ein Speicherungsvermögen für das NH_4-Ion nicht besitzt; denn es müsste dann auch in dieser Lösung zur Geltung kommen, da, wie wir sehen, die regulatorische Aufnahme der einzelnen Ionen in relativ unabhängiger Weise erfolgt. Das Ergebniss würde dementsprechend ein Ueberschuss des NH_4-Ions im Presssafte sein, den wir, wie gesagt, nicht nachweisen können.

Damit ist es also erwiesen, dass die Regulationserscheinungen, die wir in Bezug auf das NH_4-Ion beobachteten, thatsächlich auf dessen Aufnahme in den Zellsaft und dessen Austritt aus demselben beruhen; und da es die gleichen Vorgänge sind, die sich auch bezüglich der anderen Ionen abspielen, so dürfen wir auch für diese dasselbe annehmen, zumal da die entgegengesetzte Anschauung, es handele sich nur oder hauptsächlich um Speicherung im Protoplasmakörper, auch sonst unwahrscheinlich ist.

IV. Allgemeines über die Regulation des Stoffaustausches.

Wir wollen nun noch einige allgemeine Bemerkungen an die in den vorigen Kapiteln mitgetheilten Ergebnisse knüpfen. In diesen haben wir zunächst eine Bestätigung der Resultate meiner mehrfach angeführten vorigen Arbeit erhalten, dass nämlich für gewisse in der Aussenlösung dargebotener Stoffe deren Concentration im Zellsafte nach Maassgabe bestimmter physiologischer Gleichgewichtszustände regulirt wird, die je nach den Umständen, durch Herabsetzung der Permeabilität, oder aber durch den noch völlig unaufgeklärten Mechanismus der Abgabe des gelösten Stoffes aus der verdünnteren Innenlösung an die concentrirtere Aussenlösung hergestellt werden.

Zu diesen allgemeinen Erfahrungen haben wir nun im wesentlichen drei neue hinzugewonnen: erstens, dass bei Darbietung eines Salzes das Gleichgewicht für jedes der beiden Ionen ein anderes zu sein pflegt; zweitens, dass es in manchen Fällen bei verdünnteren Aussenlösungen höher liegt, als bei concentrirteren; und drittens, dass die Disposition zur Aufnahme eines Ions in verschiedenen Phasen der Lebensthätigkeit eine ungleiche sein kann. Den ersten Punkt studirten wir an den Ammonsalzen, den zweiten und dritten am NO_3-Ion.

Diese drei Punkte sind von einiger Bedeutung, wenn wir die in der Natur herrschenden Verhältnisse auf Grund unserer Experimente beleuchten wollen. Die in den letzteren sich er-

gebenden Zahlen haben nur insofern Werth, als sie die den Erscheinungen zu Grunde liegenden Gesetzmässigkeiten illustriren. Denn dass in der Natur, unter gänzlich abweichenden Bedingungen, die Aufnahme der betreffenden Ionen nach denselben Constanten stattfinden sollte, als im Experiment, möchte ich nicht annehmen. Dagegen ist unter den natürlichen Bedingungen das Vermögen der Zelle, aus dem ihr gebotenen Ionengemisch ein jedes in anderem Concentrationsverhältniss aufzunehmen, zweifellos von grosser Bedeutung.

Fernerhin ist es bei der grossen Verdünnung, in der im Boden die Salze der Pflanze zur Verfügung stehen, auf Grund unserer Erfahrungen an Nitraten wohl nicht unwahrscheinlich, dass dort nothwendige Ionen bis zum Concentrationsgleichgewicht aufgenommen oder gar darüber hinaus gespeichert werden können, während sie aus den höheren Concentrationen im Experimente nur bis zu einem bestimmten Bruchtheile der Aussenconcentration in die Zelle Eingang finden. Thatsächlich scheinen derartige Verhältnisse nicht nur hier, sondern auch bei den Meeresalgen in Bezug auf NO_3 obzuwalten: Ich fand[1]), dass die meisten von ihnen, u. a. auch *Codium*, die Fähigkeit haben, jenes Ion aus der äusserst verdünnten Lösung, in der es ihnen im Meerwasser geboten ist, bis zu einer namhaften Concentration zu speichern, während wenigstens bei dem genannten Objecte aus höheren Concentrationen Salpeter nicht bis zum Diffusionsgleichgewicht aufgenommen wird.

Dass endlich die Dispositionsänderungen einem bestimmten Ion gegenüber in der Natur gewiss eine grosse Rolle spielen, bedarf bei der bekannten Periodicität der Lebensfunctionen, in Folge deren an eine Zelle zu verschiedenen Zeiten sehr verschiedenartige Anforderungen herantreten, kaum einer Betonung.

Damit sind sicherlich die Gesetzmässigkeiten des regulatorischen Stoffaustausches nicht erschöpft. Complicirtere Verhältnisse mögen dann Platz greifen, wenn mit dem Stoffaustausch gleichzeitig auch ein Stoffumsatz Hand in Hand geht. Dies scheint z. B. bei der Aufnahme von Zuckerarten der Fall zu sein. Dass z. B. Glukose unter Umständen leicht in die Pflanzenzelle eindringt, geht aus der Stärkebildung in entstärkten Chloroplasten hervor; und doch ist es, wenigstens in gewissen Fällen, unmöglich, dieses Eindringen auf

1) Regulationserscheinungen etc., p. 279 ff.

mikrochemischem Wege nachzuweisen[1]). Ebenso sind in Pilzdecken, die auf 50 proc. Glukoselösung erwachsen sind, nur Spuren dieses Zuckers nachzuweisen[2]). Die hier verborgenen Probleme sind nur unter gleichzeitiger Berücksichtigung von Austausch und Umsatz angreifbar.

Complicirtere Gesetzmässigkeiten liegen aber auch vor, wenn wir nicht fremdartige Stoffe in Betracht ziehen, die wir der Pflanze von aussen darbieten, sondern diejenigen, die normaler Weise in constanter Menge im Zellsafte gelöst sind. Auf Andeutungen für die Regulation des Austritts derartiger Substanzen stiessen wir bei unsern Versuchen mit Ammonsalzen; leichter war sie aber an den Chloriden des Zellsaftes von *Codium* zu studiren.

In dieser Hinsicht ist jene Meeresalge trotz ihres ungünstigen Baues ein vorzügliches Object. Denn da, wie aus Tabelle III meiner Arbeit über „Regulationserscheinungen etc." hervorgeht (l. c., p. 261), die von den Zellen zurückgehaltene Chloridmenge in keinem Verhältniss zu der geringen, in der Aussenlösung befindlichen steht, so ist es für unseren Zweck nicht von Belang, dass wir bei der Analyse des Presssaftes nicht genau den wirklichen Chloridgehalt des Zellsaftes, sondern einen etwas niedrigeren Werth erhalten, der durch die Beimengung der aus dem Intercellularensystem stammenden, Cl-armen Flüssigkeit beeinflusst ist. Die Hauptsache ist hier, dass, wie klar aus den in jener Tabelle mitgetheilten Zahlen hervorgeht, die relativen Mengen des im Object verbleibenden Cl-Ions nicht von dessen Concentration in der Aussenlösung, sondern von deren Nitratgehalt beeinflusst werden. Das ist eine viel complicirtere Reaction, als z. B. die Reaction unseres Objectes bei Darbietung von Thiosulfat, wo einzig und allein der S_2O_3-Gehalt der Aussenlösung denjenigen des Zellsaftes bestimmt, und der Zusatz eines anderen Körpers, wie Saccharose, ohne Einfluss blieb; und jene complicirtere Reactionsweise kommt der Pflanze (wie l. c., p. 265 f. näher ausgeführt wurde), bei der Anpassung an Lösungen von verschiedenen osmotischen Eigenschaften wohl zu statten.

---

1) Van Rysselberghe, Mémoires publ. par l'Acad. roy. de Bruxelles, Bd. 58 (1899), p. 82.

2) Von Mayenburg, Turgorregulation und Lösungsconcentration bei Schimmelpilzen. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXXVI, 1901.

--- ... ---

V. Ueber die Aufnahme der fettlöslichen Stoffe.

Schon früher (Regulationserscheinungen, p. 241 u. 283) hatte ich Gelegenheit genommen, die Theorie Overton's, dass die Permeabilität der Plasmahaut durch Imprägnation mit einem fettartigen Körper bedingt sei, zu streifen. Ich will nunmehr etwas eingehender auf diese Frage eingehen, da ich glaube, einen Beitrag zu deren Klärung liefern zu können.

Overton[1]) hat kürzlich auch an Froschmuskeln eine analoge Versuchsreihe, wie früher an Pflanzenzellen, durchgeführt; es wurden hier Wasseraufnahme und Wasserabgabe in verschiedenen Lösungen durch Wägung bestimmt. Das Ergebniss war wiederum der Nachweis der glatten Aufnahme fettlöslicher Stoffe, während bei den übrigen mit dieser Methode ein Eindringen in den Muskel nicht nachweisbar war. Da aber gerade die wichtigsten, im Stoffwechsel eine Rolle spielenden Substanzen, wie z. B. die Zuckerarten und die Amidosäuren, fettunlöslich sind und doch nothwendiger Weise in beiden Richtungen die Grenzschichten des lebenden Protoplasmas passiren müssen, so nimmt Overton für diese Fälle eine active Thätigkeit des Protoplasmas in Anspruch.

Es ergiebt sich also auch hier der gleiche Widerspruch zwischen den Ergebnissen der Messungsmethoden und den Thatsachen der Stoffwechselphysiologie, der auch bei den Pflanzenzellen mit Nothwendigkeit auf Regulationserscheinungen im Stoffaustausch schliessen liess. Es fragt sich nun, wie weit es möglich ist, diese Thatsachen mit Overton's Annahmen über die Mechanik des Stoffaustausches zu vereinbaren.

Bekanntlich hat dieser Forscher die von ihm allgemein an pflanzlichen und thierischen Zellen beobachtete leichte Durchlässigkeit der Plasmahaut für fettlösliche Körper durch Annahme einer Imprägnation mit einem fettartigen Körper zu erklären versucht. Er dachte dabei nicht an ein fettes Oel, sondern eher an einen cholesterinartigen Stoff, wofür ihm die zu leichte Verseifbarkeit der erstgenannten Körper sprach. Eine entscheidende Stütze für diese Annahme boten ihm nun die Thatsachen, die sich bei der Aufnahme von Anilinfarben in lebende Pflanzenzellen constatiren lassen. Es hatte sich nämlich gezeigt, dass zwar die Salze der Farbbasen aufgenommen werden, nicht aber ihre Farbstoffe,

1) Overton, Beiträge zur allgemeinen Nerven- u. Muskelphysiologie. Pflüger's Archiv für die ges. Physiologie, Bd. 92 (1902), p. 115.

die ihrer Constitution nach die Natriumsalze von Sulfosäuren sind. Nun sind aber beide Gruppen in Fett, Benzol etc. in gleicher Weise unlöslich oder schwer löslich. Das Lösungsvermögen des Cholesterins weicht aber, wie Overton[1]) constatirte, in diesem Punkte von dem der Fette ab; sowohl in geschmolzenem Cholesterin, als auch in Lösungen dieses Stoffes in Benzol und Olivenöl sind die Salze der basischen Farben löslich; die erwähnten sulfosauren Salze dagegen, die in die Pflanzenzellen nicht aufgenommen werden, werden auch vom Cholesterin nicht gelöst.

Das Cholesterin und in gleicher Weise auch dessen Verbindungen, wie Lecithin und ähnliche Körper, besitzen also nach Overton in Bezug auf die Anilinfarben ein electives Lösungsvermögen, das mit der Permeabilität der Pflanzenzellen für diese Stoffe übereinstimmt. Ausserdem verleiht es dieses Electionsvermögen auch denjenigen Stoffen, in denen es gelöst wird, wie z. B. dem Olivenöl und dem Benzol. Es scheint demnach eine Imprägnation der Plasmahaut mit Cholesterin eine genügende Erklärung für ihre elective Durchlässigkeit geben zu können.

Damit steht aber zunächst eine Thatsache in lebhaftem Widerspruch: mit der leichten Permeabilität für fettlösliche Stoffe geht Hand in Hand ein ausserordentlich hoher Grad von Durchlässigkeit für Wasser. Um nun diese beiden Thatsachen in Einklang zu bringen, griff Overton[2]) zu einer anderen Hypothese, dass nämlich der imprägnirende Stoff nicht Cholesterin selbst, sondern eine Cholesterinverbindung wie etwa Lecithin oder Lanolin sei. Diese Körper besitzen nämlich neben den charakteristischen Löslichkeitseigenschaften des Cholesterins auch die Fähigkeit, eine gewisse Menge von Wasser aufzunehmen. Dadurch sollte das Electionsvermögen für fettlösliche Körper und die gleichzeitige leichte Durchlässigkeit für Wasser erklärt werden.

Gegen diese Auffassung stieg mir nun ein Bedenken auf, nämlich ob nicht die Fähigkeit, Waser aufzunehmen, das Electionsvermögen derartiger Imprägnirungsstoffe illusorisch machen würde, ob nicht eine derartige wasserdurchtränkte Lecithinlamelle auch fettunlöslichen, aber wasserlöslichen Körpern den Durchtritt gestatten würde. Da ich aus Overton's Mittheilungen über die Löslichkeit der Farbstoffe in Lecithin und Lanolin keine genügenden

---

1) Overton, Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXXV (1900).

2) Overton, Vierteljahrsschr. d. naturf. Ges. zu Zürich, Bd. 44 (1899), p. 110 f.

Aufschlüsse über diesen Punkt finden konnte, habe ich eigene Versuche angestellt und meine Bedenken als berechtigt erkannt.

In erster Linie will ich erwähnen, dass ich die Overton'schen Befunde betreffs der Löslichkeit der Anilinfarben in Benzol und Cholesterin bestätigt fand. Während z. B. Methylenblau in reinem Benzol unlöslich ist, löst es sich leicht, wenn man gleichzeitig Cholesterin hinzufügt. Unlöslich fand ich dagegen in Cholesterin-Benzol die sulfosauren Salze, wie Biebricher Scharlach, Nigrosin (wasserlöslich), Anilinblau, Fuchsin, Bordeaux-Roth. Wurde einer dieser Farbstoffe in Benzol-Cholesterin erwärmt und die Flüssigkeit sodann abfiltrirt, so erwies sie sich als klar und farblos.

Zu abweichenden Resultaten gelangte ich aber zunächst in meinen Versuchen mit Benzol-Lecithin. Methylenblau war darin gleichfalls leicht löslich; aber auch die anderen eben genannten Farbstoffe ertheilten der Lösung, im Gegensatz zu den Versuchen mit Benzol-Cholesterin, eine deutliche, wenn auch schwache Färbung, die sich auch an der filtrirten Flüssigkeit beobachten liess.

Die Erklärung für diese Abweichung lag nicht fern. Overton beschreibt zwei Lecithinpräparate, die ihm zu seinen Versuchen zur Verfügung standen. Das eine, von Grübler gelieferte, stellte eine knetbare Masse dar; dass andere stammte von Merck und war ein gelbliches Pulver. Nun ist es bereits bekannt, dass man das Lecithin, das man bei der gewöhnlichen Darstellungsweise als knetbare Masse erhält, durch Trocknen über Schwefelsäure im Vacuum in einen pulverisirbaren Körper verwandeln kann. Mir waren nun sowohl von Grübler, als auch von Merck Präparate geliefert worden, die dem Grübler'schen, von Overton erwähnten Lecithin entsprachen. Die Vermuthung lag nun nahe, dass Overton zu der betreffenden Versuchsreihe das wasserfreie Merk'sche Präparat benutzt haben könnte, und dass das abweichende Verhalten in meinen Versuchen auf dem Wassergehalte des Lecithins beruhte.

Zur Prüfung dieser Vermuthung trocknete ich das Präparat mehrere Tage lang über Schwefelsäure im Vacuum. Es nahm eine sehr zähe Consistenz an; pulverisirbar wurde es nicht, vielleicht wegen eines geringen Fettgehaltes. Wurde es nunmehr in Benzol gelöst, so ergab sich thatsächlich, dass diese Lösung sulfosaure Anilinfarben nicht mehr aufnahm. Anilinblau färbte diese Lösung nicht im mindesten. Fügte ich aber ausserdem noch eine Spur Wasser zu der Lösung und schüttelte sie, so nahm sie eine lebhaft blaue Färbung an. Ein Controlversuch mit Benzol-Cholesterin

zeigte, dass hier das Schütteln mit Wasser und Anilinblau diese Erscheinung nicht hervorrief. Filtrirte ich das gefärbte Benzol-Lecithin durch ein mit Benzol befeuchtetes Filter und liess das Benzol abdunsten, so blieb das intensiv und homogen gefärbte Lecithin zurück. Analoge Ergebnisse erhielt ich mit Biebricher Scharlach und mit Bordeaux-Roth.

Aus diesen Versuchen ergiebt sich zunächst folgendes: Das wasserfreie Lecithin besitzt das gleiche Lösungsvermögen wie das Cholesterin, nimmt es aber Wasser auf, so geht damit zugleich das Electionsvermögen für die specifisch lipoid löslichen Stoffe verloren. Ja, wir sehen sogar, dass das Lecithin dem Benzol die Fähigkeit verleiht, eine Spur Wasser aufzunehmen, und dass dann in diesem System Körper löslich werden, die an sich sowohl in Benzol als auch in Lecithin unlöslich sind.

Ein analoges Verhalten konnte ich auch an dem Lanolin constatiren, das bekanntlich aus einem Gemisch von Cholesterinestern besteht. Es ist gleichfalls im Stande, Wasser aufzunehmen, aber in geringerem Maasse als Lecithin. Ich verfuhr hier so, dass ich Tropfen einer Lösung von Lanolin in Benzol auf Objectträgern verdunsten liess, und nun die so entstehenden Lanolinhäutchen nach Art mikroskopischer Präparate mit verdünnten wässerigen Farblösungen behandelte. Die Häutchen färbten sich rasch und intensiv in Methylenblau, schwächer, aber doch auch sehr deutlich in Anilinblau, Bordeaux-Roth und Biebricher Scharlach.

Aus alledem ergiebt sich, dass wir nicht, wie Overton es will, die Thatsache der electiven Permeabilität für fettlösliche Stoffe und der leichten Durchlässigkeit für Wasser gleichzeitig durch Annahme eines den Plasmakörper umgebenden Lecithinhäutchens erklären können. Ein solches würde gerade im Gegensatz zu den thatsächlichen Befunden ein derartiges Electionsvermögen unmöglich machen und z. B. dem Eindringen von Anilinblau keinen Widerstand entgegensetzen. Nun lehrt aber die Erfahrung, dass wir lange Zeit hindurch Pflanzenzellen der Einwirkung 1 proc. Anilinblaulösungen aussetzen können, ohne die mindeste Färbung des Zellsaftes zu beobachten [1]).

Es ist auch nicht zulässig, die Erscheinungen so deuten zu wollen, dass etwa das supponirte Lecithinhäutchen fettlöslichen

1) Pfeffer, Ueber Aufnahme von Anilinfarben. Unters. aus d. Tübing. botan. Institut, Bd. 2 (1888), p. 269.

Stoffen raschen, durch die plasmolytische Methode nachweisbaren Eintritt gewährte, die fettunlöslichen dagegen nur langsam passiren liesse, und durch diese Deutung die Forderungen der Stoffwechselphysiologie mit den Ergebnissen der plasmolytischen Methode in Einklang zu bringen. Denn einmal wäre ein derartiger Effect nach dem, was wir oben gesehen haben, nur erreichbar durch gleichzeitige Erschwerung des Wasserdurchtrittes; demgegenüber lehrt jeder plasmolytische Versuch die äusserst leichte Permeabilität der Plasmahaut für Wasser. Und vor allem liegt der charakteristische Unterschied zwischen dem Verhalten der fettlöslichen und der fettunlöslichen Stoffe garnicht in den Geschwindigkeitsverhältnissen des Durchtrittes. Dass auch fettunlösliche Körper sehr rasch in die Zelle einzudringen vermögen, lässt sich in concreten Fällen leicht nachweisen. So zeigte z. B. Janse[1]), dass bei *Spirogyra*-Zellen binnen zehn Minuten nachweisbare Mengen von Salpeter aufgenommen werden können. Aehnliches giebt auch Van Rysselberghe[2]) für die Epidermiszellen von *Tradescantia* an.

Der Unterschied, der zwischen den beiden oben gegenübergestellten Gruppen von Stoffen besteht, liegt vielmehr in der Regulirbarkeit der Aufnahme fettunlöslicher Körper, die ein rasches Eintreten in die Zelle erlaubt, ohne dass es notwendigerweise zur Herstellung des Diffusions-Gleichgewichtes kommt. Dagegen wird dieses beim Eindringen der fettlöslichen Stoffe in allen daraufhin untersuchten Fällen erreicht. Dieser Unterschied ist ein durchaus principieller und kann nicht durch den lediglich retardirenden Einfluss erklärt werden, den etwa eine wasserdurchtränkte Lanolinhaut auf fettunlösliche Stoffe ausüben würde.

Suchen wir nun auf Grund all dieser Betrachtungen und Thatsachen zu einem Schlusse zu gelangen, wie die Verhältnisse thatsächlich liegen mögen, so lässt sich folgendes sagen. Die leichte Permeabilität für fettlösliche Stoffe kann nicht auf Imprägnation der Plasmahaut mit Lecithin beruhen, sondern wäre einem Körper zuzuschreiben, der nicht die Fähigkeit besitzt, Wasser in merklicher Menge aufzunehmen, der sich also in physikalischer Hinsicht dem Cholesterin ähnlich verhielte. Da aber gleichzeitig eine leichte Permeabilität für Wasser besteht, und ein grosser Theil der lebens-

1) Janse, Die Permeabilität des Protoplasmas. Versl. d. koninkl. Akademie der Wetenschapen, 3 R., 4. Bd. (1888), p. 332.

2) Van Rysselberghe, La réaction osmotique des cellules. Mém. cour. publ. par l'Acad. roy. de Bruxelles, Bd. 58 (1899), p. 80.

thätigen Zellen in stetem Wasseraustausch mit den Nachbarinnen stehen dürfte, da fernerhin allenthalben eine regulatorische Durchlässigkeit für fettunlösliche Stoffe anzunehmen ist, so sehen wir uns zu dem Schlusse gedrängt, dass jener Stoff den Plasmakörper nicht in continuirlicher Schicht umgiebt, sonder nur eine secundäre Rolle im Aufbau der Plasmahaut spielt. Wir können uns diesen etwa so vorstellen, dass die Interstitien zwischen den lebenden Protoplasmatheilchen von jener fettartigen Substanz angefüllt sind. Die fettlöslichen Stoffe würden so stets ungehindert durch diese Interstitien passiren können, das Wasser dagegen, und die wasserlöslichen Stoffe müssten durch die Teile der lebenden Substanz ihren Weg nehmen.

Was die Mechanik dieser letzteren Austauschvorgänge anbelangt, so liegt keine Veranlassung vor, sie sich principiell anders zu denken, als bei leblosen Niederschlagsmembranen. Die Affinität der diese zusammensetzenden Theilchen zum Wasser ermöglicht dessen Durchtritt, so lange osmotische Druckdifferenzen zu beiden Seiten der Membran bestehen; und in Betreff der wasserlöslichen Stoffe soll nach neueren Anschauungen[1]) auch hier das Prinzip der auswählenden Löslichkeit massgebend sein, in der Weise, dass nur diejenigen Körper durchzutreten vermögen, zu denen die Theilchen der wasserdurchtränkten Membran eine Lösungsaffinität besitzen. Wie es nun kommt, dass etwa eine Haut von Ferrocyankupfer Wasser aufnimmt und trotzdem gleichzeitig gewissen wasserlöslichen Stoffen, z. B. dem Rohrzucker, den Durchtritt verweigert, andere dagegen mehr oder weniger leicht passieren lässt[2]), ist eine besondere Frage physikochemischer Natur. Ihre Lösung dürfte sie wohl darin finden, dass die Bindung des Wassers an die Membrantheilchen eine relativ enge ist, und dass auf diese Weise ein neues einheitliches System entsteht, das in Bezug auf sein Lösungsvermögen vom Wasser beträchtlich abweichen kann.

Eine ganz analoge Anschauung betreffs der Plasmahaut hat nun Pfeffer seit dem Beginne seiner Studien auf diesem Gebiete stets vertreten, anfangs noch im Gegensatze zur damals herrschenden Lehre von den semipermeabeln Membranen: der Traube'schen Auffassung, dass diese eine Art von Molekülsieb darstelle, das die Theilchen je nach ihrer Grösse passiren liesse oder zurückhalte.

1) Vergl. die in meiner vorigen Arbeit (Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXXVIII, p. 283) citirten Arbeiten von Nernst und Tamann.

2) Vergl. Pfeffer, Osmotische Untersuchungen 1879.

Nur treten in der Plasmahaut, nach unserer oben begründeten Auffassung, für die fettunlöslichen Stoffe an Stelle der leblosen Partikel der Niederschlagsmembran die Theile des lebenden Protoplasten, mit der Eigenschaft der regulatorischen Veränderlichkeit auf äussere und innere Reize, durch die sie vor der todten Materie ausgezeichnet sind. Eine wechselnde Affinität zu gewissen Stoffen würde ein verschiedenes Verhalten der Plasmahaut betreffs der Durchlässigkeit für jene Körper zur Folge haben. So liesse sich zwangslos die Fähigkeit der Zelle erklären, den Eintritt bestimmter Stoffe nach festen Gesetzmässigkeiten zu reguliren.

In prägnantem Gegensatze steht nun das oben ausführlicher besprochene Verhalten gegenüber fettlöslichen Stoffen, die, ohne einer Regulation zu unterliegen, bis zur Erreichung des Diffusionsgleichgewichtes eindringen. Diesen Vorgang haben wir uns nun im Anschluss an Overton's Theorie, und mit deren oben begründeten Modification, durch das in der Plasmahaut nebenbei enthaltene Cholesterin vermittelt gedacht. Das Bild, welches wir so von dem Verhalten der Plasmahaut beim Stoffaustausch entwarfen, ist naturgemäss in seinen Einzelheiten hypothetisch, schliesst sich aber möglichst eng an die physiologischen Thatsachen und die Erfahrungen der Physik an.

Leipzig, November 1903.

Ueber die Einwirkung des Chloralhydrats auf die Kern- und Zelltheilung.

Von

B. Němec.

Mit 157 Textfiguren.

Wenn es auch allgemein anerkannt wird, dass dem Kern für die Zelle eine grosse Bedeutung zukommt — für die Richtigkeit dieser Anschauung spricht ja eine Reihe von experimentell festgestellten Thatsachen —, so ist man kaum noch einig in der Schätzung der verbreitetsten Art der Kerntheilung, wie sie uns in der mitotischen (karyokinetischen) Theilung vorliegt. Da sich die Zellen der meisten Organismen mitotisch theilen, da die directe, amitotische Kerntheilung so oft in degenerirenden Zellen und unter abnormen Verhältnissen erscheint, bildete sich allmählich die Ueberzeugung aus, dass jener Art der Kerntheilung eine sehr grosse physiologische Bedeutung zukomme; andererseits wurde aus der regelmässigen Wiederkehr gewisser Erscheinungen bei der karyokinetischen Kerntheilung auf die grosse Bedeutung gewisser Kernbestandtheile und schliesslich auch des Kernes selbst geschlossen. Es bildete sich allmählich ein Mitosendogma — wie es treffend Wasielewski[1]) bezeichnet — aus. Directe, amitotische Kerntheilungen sollen nach diesem Dogma den Verlust von gewissen wichtigen physiologischen Fähigkeiten der Zelle zur Folge haben, meist soll eine Zelle, die sich amitotisch getheilt hatte, dem Tode verfallen sein. Das Vorkommen von amitotischen Kerntheilungen im normalen Entwickelungsgange einiger Protozoen beschränkte natürlich eine allgemeine Gültigkeit des Mitosendogmas, ja es wurde für einen Fall (Nathansohn bei *Spirogyra*[2])) experimentell nach-

---

1) W. v. Wasielewski, Theoretische und experimentelle Beiträge zur Kenntniss der Amitose. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXXVII, 1902, p. 8.

2) A. Nathansohn, Physiologische Untersuchungen über amitotische Kerntheilung. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXXV, 1900.

gewiesen, dass amitotische Kerntheilung die Lebensfähigkeit von Zellen, welche unter normalen Verhältnissen mitotisch sich theilen, nicht sichtlich herabsetzte. Es handelte sich immerhin bloss um amitotische Theilungen bei niederen Organismen, bei den höheren Pflanzen ist es nicht gelungen, die Gleichwerthigkeit der mitotischen und amitotischen Theilungen experimentell nachzuweisen. Immerhin erscheint die von Shibata[1]) gemachte Beobachtung sehr wichtig, dass in den Wurzelknöllchen von *Podocarpus* auch die mehrmals durch die Amitose getheilten Kerne das Vermögen beibehalten, sich im weiteren in indirecter Weise zu theilen. Doch sind diese Theilungen in der Beziehung abnorm, dass sie nicht mit der Ausbildung der Zellplatte verbunden sind.

Neuerdings hat Wasielewski eine Arbeit veröffentlicht[2]), welche für die Frage nach der Bedeutung der amitotischen und mitotischen Theilung von grosser Wichtigkeit zu sein scheint. Es gelang ihm in der Wurzelspitze von *Vicia faba* durch Einwirkung von Chloralhydrat regelmässig wiederkehrende Figuren hervorzubringen, welche er als amitotische Theilungen der Zellkerne deutet, und zwar meist als eine besondere Art dieser Theilung, die er als Diatmese bezeichnet. Bei dieser Diatmese des Zellkernes soll sich auch eine Scheidewand bilden, sodass hier die amitotische Kerntheilung auch mit einer Zelltheilung verbunden wäre. „Die durch amitotische Theilung gebildete Zelle ist weiter theilungs- und entwickelungsfähig, Degeneration wurde nicht beobachtet. Vor allem ist der Zellkern zu erneuter mitotischer Theilung befähigt.“ Wasielewski meint, dass die von ihm beobachteten Thatsachen zu Gunsten der Anschauung sprechen, „dass Amitose und Mitose nicht als fundamental verschiedene Processe, sondern als Glieder einer phylogenetischen Entwickelungsreihe anzusprechen sind“ (l. c., p. 43).

Wasielewski's Befunde sowie auch seine theoretischen Erörterungen beanspruchen das grösste Interesse. Ich muss jedoch bemerken, dass in mir beim Lesen dieser Arbeit eine gewisse Skepsis wach wurde, ob die von Wasielewski angeführten Thatsachen keine andere Erklärung zulassen, als die, dass es sich um amitotische Theilungen handelt. Diese Skepsis basirte auf Er-

1) K. Shibata, Cytologische Studien über die endotrophen Mykorrhizen. Jahrb. wiss. Botan., Bd. XXXVII, 1902.

2) l. c.

fahrungen, welche wir in meinem Institute beim Studium verschiedener äusserer Einflüsse auf die Kern- und Zelltheilung gemacht haben, und von denen ich einen Theil, die Kernverschmelzung betreffend, vorläufig kurz mitgetheilt habe[1]). Ich habe dann auch dieser Skepsis in einer zusammenfassenden Uebersicht der neueren, die amitotische Kerntheilung betreffenden Arbeiten Ausdruck gegeben[2]). Um jedoch über die Einwirkung des Chloralhydrats auf die Kerntheilung aus eigener Erfahrung mir ein Urtheil machen zu können, habe ich selbst Versuche angestellt und betrachte es bei der grossen theoretischen Wichtigkeit der Wasielewski'schen Ausführungen als meine Pflicht, die Resultate meiner Untersuchungen zu veröffentlichen. Ich muss schon jetzt bemerken, dass ich an meinen Präparaten alle die Fälle, welche der genannte Autor beschrieben hat, beobachtet habe, dass ich dieselben jedoch anders auffassen muss. Es handelt sich meiner Anschauung nach überhaupt nicht um amitotische, sondern um mitotische Theilungen, welche einerseits durch das Chloralhydrat in verschiedenen Stadien zum Stillstand gebracht wurden, andererseits eine theilweise Modification erfuhren. Es resultiren, wie weiter unten des näheren dargethan werden soll, oft Figuren, welche amitotische Theilungen vortäuschen.

I.

Die ersten Versuche wurden mit Wurzeln von *Vicia faba* ausgeführt. Auch Wasielewski benutzte diese Pflanze bei seinen Untersuchungen, und zwar offenbar Hauptwurzeln von Keimpflanzen. Ich untersuchte neben diesen auch Seitenwurzeln ersten Grades, und zwar aus dem Grunde, weil mir meine früheren Versuche gezeigt haben, dass auf die dünneren Seitenwurzeln die äusseren Factoren schneller einwirken, und zweitens, weil man von demselben Individuum mehrere Wurzeln zur Verfügung hat, wodurch die individuellen Unterschiede in dem Verhalten der Wurzeln zu den äusseren Factoren wenigstens theilweise beschränkt werden können. Im ersten Versuche wurden die Seitenwurzeln auf eine Stunde dem Einfluss von 0,75 % Chloralhydrat (in dest. Wasser) ausgesetzt, hierauf in Wasser von 20° C., welches immer nach 10 Minuten gewechselt wurde (dazu wurde Leitungswasser benutzt), sich selbst

1) B. Němec, Ueber ungeschlechtliche Kernverschmelzungen. Sitzber. d. k. böhm. Ges. d. Wiss., 1902.

2) Anzeiger der böhm. Akademie (böhmisch), Januar-No., 1903.

überlassen und schliesslich in Sägespähne verbracht. Die Wurzelspitzen wurden fixirt: I. sofort nach der einstündigen Einwirkung von Chloralhydrat, II. ½ Stunde, III. 1 Stunde nach dem Ausziehen des Chlorals in Wasser, IV. 2 Stunden, V. 17 Stunden nach dem Auswaschen der Wurzelspitzen. Die Wurzelspitzen wurden von jedem Individuum gesondert in Pikrin-Eisessig-Schwefelsäure (H_2SO_4 0,2%) fixirt, in toto mit Paracarmin durchgefärbt, in Paraffin eingebettet und geschnitten.

Von besonderem Interesse war es für mich zunächst, zu erfahren, wie sich nach der Einwirkung des Chlorals die mitotischen Figuren in der Wurzel verhalten würden. Hierüber finde ich nämlich in Wasielewski's Arbeit keine Angaben, und doch ist die Sache sehr wichtig. Ich habe mich überzeugen können, dass sehr oft durch abnorme äussere Einflüsse einerseits die Zelltheilung sistirt wird, wogegen sich die Tochterkerne reconstruiren können, wenn es sich z. B. um die Metakinesis handelt, andererseits dass überhaupt durch derartige Einflüsse zuerst die achromatische Spindel betroffen wird, sodass sie degenerirt, wogegen die Chromosomen lange ihr normales Aussehen behalten. Die Spindelfasern degeneriren körnig, es entsteht aus ihnen eine dichte Plasmamasse, die oft nucleolenartig aussieht, sie wird später aufgelöst und kann vollständig verschwinden. Man möge über die achromatischen Spindel urtheilen wie man will, soviel ist sicher, dass an Präparaten sich normale, wirklich progressiv vorschreitende, mitotische Figuren durch das Vorhandensein von achromatischen Fasern kennzeichnen.

1. In Wurzelspitzen, welche 1 Stunde der Einwirkung von Chloralhydrat ausgesetzt und hierauf sofort fixirt wurden, fand ich keine normalen faserigen Differenziationen in den Theilungsfiguren. Die Kerne, welche ein Spirem besassen, zeigten in keinem einzigen Falle die für die meisten vegetativen Gewebe charakteristischen Kappen. Sie wurden entweder direct vom normalen (netzförmig und granulär fixirten) Cytoplasma berührt oder waren von einem unregelmässigen (weder kugelförmigen noch ellipsoiden), hyalinen Hof umgrenzt. An der Oberfläche dieser „Periplaste" waren keine faserigen Plasmastränge zu beobachten. Typische Monasterstadien waren an den Präparaten ebenfalls in keinem einzigen Falle zu beobachten. Es gab zwar zahlreiche Zellen, welche eine Gruppe von individualisirten Chromosomen enthielten, es waren jedoch erstens die Chromosomen unregelmässig in dieser Gruppe vertheilt, zweitens gab es bei derartigen Stadien keine Spur von achro-

matischen Spindeln oder Spindelanlagen. Die Chromosomen zeigten entweder eine Längsspaltung, wobei die beiden Hälften an ihrem Ende zusammenhielten, oder sie waren ungespaltet. Im ersten Falle konnte ich an dickeren Schnitten, wo es nicht angeschnittene Zellen gab, 12 Doppelchromosomen zählen; im zweiten Falle gab es meist in einer Zelle viel mehr Chromosomenschleifen, in einigen Fällen konnte ich deren 24 zählen. Offenbar repräsentiren diese Gruppen Aequatorialstadien, wo jedoch unter dem Einfluss des Chloralhydrates die Spindel oder ihre Anlage zu Grunde gegangen ist, und wo die Chromosomen eine unregelmässige Lage annahmen. Man beobachtet auch unter normalen Verhältnissen, dass die Chromatinschleifen die Längsspaltung nicht in immer demselben Stadium der Mitosis vollführen, zuweilen erscheint dieselbe schon im Spirmestadium, meist nach dem Auflösen der Kernmembran. Es wurden offenbar durch das Chloralhydrat verschiedene Stadien des Monasters getroffen und sistirt, daher die Verschiedenheit der Zahl und Beschaffenheit der Chromatinschleifen. Dieselben nehmen dann auch unregelmässige Lagen ein, immer bilden sie jedoch eine Gruppe, welche aber einen viel grösseren Raum einnimmt, als jene, welche vom normalen Monaster gebildet wird.

Ausser diesen Stadien, welche sicher umgebildete Aequatorialplatten vorstellen, findet man in den Wurzelspitzen Zellen, welche zwei Chromosomengruppen enthalten. In diesen Fällen sind jedoch in jeder Gruppe die Chromosomen dicht aneinander gedrängt. Die beiden Gruppen sind von einander mehr oder weniger entfernt, öfters durch eine Chromatinschleife verbunden (Fig. 3, 5, 8, 9)[1]). Meist lässt sich zwischen beiden Chromatingruppen ein dichtes Plasma feststellen (Fig. 1, 4); sehr selten zeigt dieses Plasma eine Streifung; es ist nicht zu bezweifeln, dass dieses dichte Plasma umgewandelte Spindelfasern vorstellt. Die beiden Gruppen von Chromatinschleifen mit der zwischen ihnen liegenden dichten Plasmamasse sind metakinetische Stadien, welche durch den Einfluss des Chloralhydrates abgeändert und sistirt wurden. Ihre achromatischen faserigen Differenziationen veränderten sich in dichte Plasmamassen. Dies lässt sich wohl aus Uebergangsstadien folgern, von welchen ein Endglied noch faserige Spindelreste aufweist, das andere bloss

1) Sämmtliche Figuren (ausgenommen Fig. 123, 124 und 140) sind bei einer Vergrösserung, Reichert's Objectiv 8, Ocular 2 oder 4, nach Längsschnitten durch Wurzelspitzen gezeichnet. Die Präparate selbst wurden jedoch mit Hilfe eines Reichert'schen Semiapochromates $^{1}/_{18}$ und der Compensationsoculare 4, 6, 8 untersucht.

eine homogene, dichte Plasmamasse an Stelle der Spindel zeigt. Eine derartige Veränderung der Spindelfasern habe ich schon früher beschrieben[1]). Sie wird durch die verschiedensten abnormen

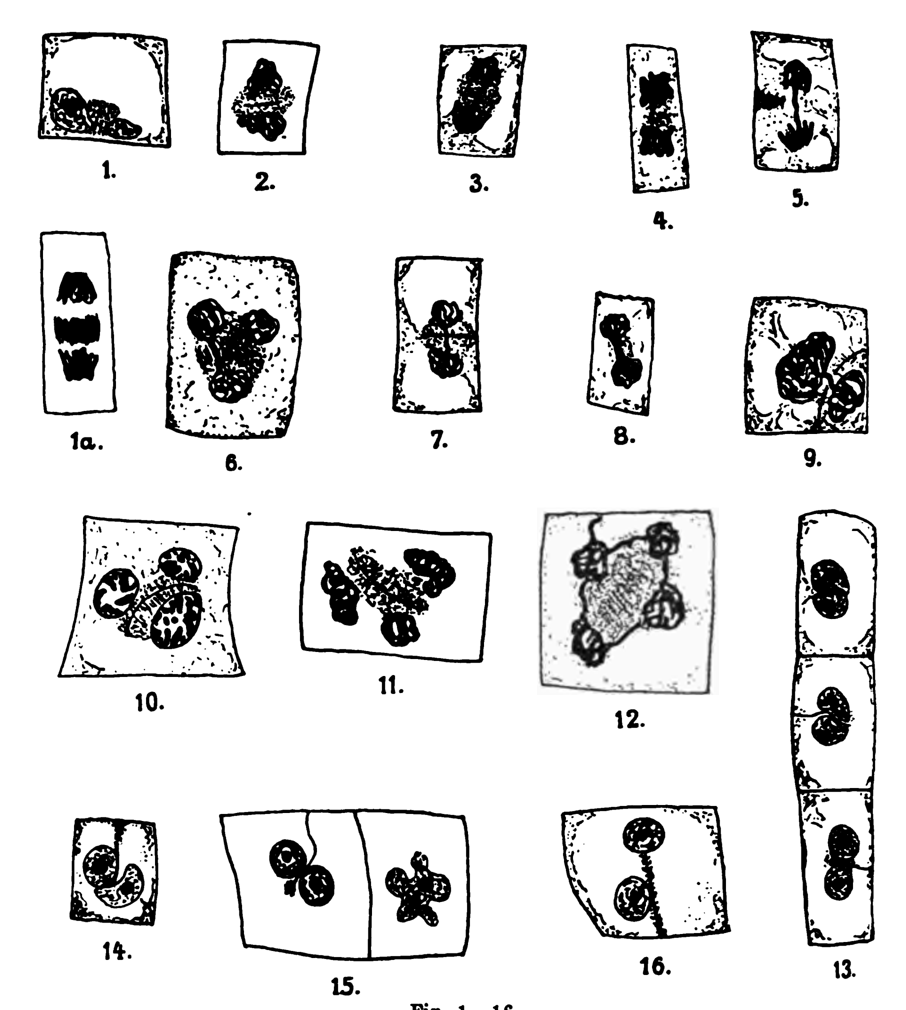


Fig. 1—16.
Zellen aus einer Wurzelspitze von *Vicia faba*, welche 1 Stunde lang mit 0,75% Chloralhydrat behandelt und hierauf fixirt wurde. 1—3, 5—9, 11, 13—16 Periblemzellen, 1a, 4 Pleromzellen, 10, 12 Dermatogenzellen.

äusseren Bedingungen hervorgerufen, so z. B. durch extreme plötzliche Temperaturveränderungen, durch Chloroformdämpfe, Plasmo-

1) B. Němec, Beiträge zur Physiologie und Morphologie der Pflanzenzelle (böhm.). Sitzber. d. k. böhm. Ges. d. Wiss., Prag, 1899.

lyse und verschiedene Gifte. Aus der Arbeit von J. Blažek[1]) ist ersichtlich, dass auch Benzoldämpfe in ähnlicher Weise wirken.

Nicht selten sind in den soeben beschriebenen Figuren die beiden Chromosomengruppen durch eine oder zwei Chromatinschleifen verbunden (Fig. 3, 5, 8). Man beobachtet auch bei normalen karyokinetischen Theilungen, dass zuweilen eine oder zwei Chromatinschleifen die beiden Chromosomengruppen verbinden, was dadurch zu Stande kommt, dass zwei Tochterchromosomen an einem Ende zusammenhängen[2]) bleiben. Diese Feststellung ist sehr wichtig, da sich hieraus leicht die Entstehung der hantelförmigen Kerne erklären lässt. Wenn sich nämlich die Schleifen nicht von einander trennen, und die Zelle sich zur Reconstruction der Kerne anschickt, muss aus derartigen Figuren ein hantelförmiger Kern (Fig. 36, 41) entstehen.

In den Wurzelspitzen, welche eine Stunde lang der Einwirkung einer 0,75 proc. Chloralhydratlösung ausgesetzt wurden, findet man weiterhin oft zweikernige Zellen. Die Kerne sind entweder einander dicht angedrückt (Fig. 13, 17, 25) oder von einander mehr weniger entfernt (Fig. 1, 25, 26). Zwischen beiden befindet sich zuweilen ein dichteres Plasma (Fig. 1, 2). Es ist wahrscheinlich, dass diese zweikernigen Zellen aus Anaphasis-Stadien durch Einwirkung des Chloralhydrats entstanden sind. Wenn sich aus den zwei Gruppen von Tochterchromosomen die Kerne zu reconstruiren begannen, und nun die Chloralwirkung den weiteren Theilungsvorgang sistirte, so veränderte sich höchst wahrscheinlich die Verbindungsspindel in körnige und später homogene Plasmamassen (wie das auch sonst durch andersartige abnorme Einflüsse geschieht), die im weiteren Entwickelungsgange aufgelöst werden können, und so entstehen zweikernige Zellen. Ich habe keine einfach eingeschnürten Kerne gesehen, sodass die in einer Zelle vorhandenen Kerne sicher nicht durch amitotische, directe Kerntheilung entstanden sind, vielmehr als durch Einstellung der Zellplattenbildung entstanden zu deuten sind. Es bleibt zu erklären, wie in so vielen Zellen die beiden Tochterkerne dicht aneinander zu liegen kommen, da sie doch bei der Anaphasis einander nie berühren. Es ist da

---

1) J. Blažek, Ueber den Einfluss der Benzoldämpfe auf die pflanzliche Zelltheilung. Abh. d. böhm. Akademie, Prag, 1902.

2) Derartige Fälle wurden schon von mehreren Forschern beobachtet.

anzunehmen, dass sich hier die Kerne gegeneinander bewegen, wie das auch in zweikernigen, durch die Einwirkung von Kupfersulfat entstandenen Zellen der Fall ist.

Dass die zwei Kerne in einer Zelle durch Einstellung des Zelltheilungsprocesses entstanden sind, lässt sich besonders aus Fällen folgern, wo zwischen beiden Kernen sich Anlagen von Zellplatten befinden (Fig. 4, 13, 14—20). Wenn die beiden Kernanlagen bloss aus Chromosomenknäueln bestehen, lässt sich meist zwischen denselben ein dichtes Plasma beobachten, in welchem zuweilen die erste Anlage der Zellplatte zu beobachten ist (Fig. 2, 23, 24). Es ist nicht zu bezweifeln, dass diese Zellplatte ursprünglich in einer Verbindungsspindel (Phragmoplast) entstanden ist, denn es lassen sich noch in dem dichten Plasma, das sich zwischen den beiden Kernanlagen befindet, öfters Fasern beobachten (Fig. 1a, 10). In Fällen, wo die Zellplattenanlagen zwischen Tochterkernen angetroffen werden, welche schon mit einer Membran umgeben und daher schon reconstruirt sind, ist an der Zellplattenanlage selbst, besonders an ihren Rändern, ein homogenes, dichtes Plasma zu beobachten (Fig. 15, 18—20, 23, 24). Man trifft die verschiedensten Stadien der Zellplattenbildung. So ganz kleine Anlagen, die mit der Seitenwand der Mutterzelle zusammenhängend mehr oder weniger tief in das Zelllumen hineinragen (Fig. 13, 16—20). Die Kerne liegen meist zu beiden Seiten der Zellplattenanlage derselben dicht an (Fig. 13—15, 28); es kommen jedoch auch Zellen vor, wo ein Kern am Rande der Zellplatte sich befindet, der andere an einer Seite der Fläche der Zellplatte anliegt (Fig. 14, 16). Schliesslich giebt es auch Zellen, wo beide Tochterkerne auf derselben Seite der Zellplatte liegen. Alle diese Figuren lassen sich leicht von normalen Kerntheilungsfiguren ableiten. Sie sind durch die Einstellung der Theilungsprocesse und die Degeneration der achromatischen faserigen Spindel entstanden. Meist bewegen sich die beiden Tochterkerne gegen einander und biegen sich um die Zellplatte herum, bis sie zu einander gelangen. Auf ihr weiteres Schicksal werde ich noch weiter unten zu sprechen kommen.

Wir kehren nun zu jenen abnormen Figuren zurück, welche zwei Chromosomengruppen vorstellen, die jedoch durch Chromatinschleifen verbunden sind (Fig. 3, 5, 8). Das die beiden Gruppen verbindende Chromosom kann auch durch die Zellplattenanlage ver- (Fig. 9) oder um den Rand derselben herumgehen. Es ist wahr-

scheinlich, dass aus derartigen miteinander verbundenen Chromosomengruppen (die Verbindung ist wohl dadurch entstanden, dass unter dem abnormen Einfluss des Chloralhydrats die Trennung gewisser Chromosomen und ihre polwärts stattfindende Bewegung nicht normal vor sich gegangen ist), wenn dieselben noch die Möglichkeit hatten, unter dem Einfluss der Chlorallösung die Anaphasis zu beginnen, hantelförmige Zellkerne entstanden sind oder solche, welche aus zwei Theilen bestehen, die durch einen um den Rand der Zellplatte verlaufenden Kernfortsatz verbunden sind (Fig. 18) oder auf eine andere Weise miteinander zusammenhängen.

Aus der unregelmässigen Vertheilung der Chromosomen in Gruppen, welche dem Monaster entsprechen, lässt sich, ebenso wie aus dem Umstande, dass die Chromosomen zuweilen in einer Zelle in mehr als zwei Gruppen vertheilt sind, schliessen, dass durch den Einfluss der Chlorallösung zunächst die Bewegungen der Chromosomen unregelmässig werden, sodann sistirt werden. Natürlich ist über die näheren Ursachen dieser unregelmässigen Bewegungen der Chromosomen nichts Bestimmtes zu sagen. So ist es dann zu begreifen, dass, wie schon bemerkt, mehrere Gruppen von Chromosomen entstehen können, wobei dieselben durch Chromatinschleifen verbunden sein können (Fig. 6, 11 – 12). Bei der Anaphasis können dann in einer Mutterzelle mehr als zwei Tochterkerne entstehen. Ich habe ziemlich häufig Zellen gesehen, wo an einer Seite der Kernplatte zwei Kerne sich befanden, an der anderen ein einziger Kern (Fig. 10, 11, 19). Seltener entstehen mehr als drei Kerne. Ich habe jedoch auch einen Fall beobachtet, wo sich in einer einzigen Zelle sieben Kerne befanden (Fig. 21), zwischen welchen ein dichtes Plasma, das wohl durch Umwandlung der Spindelfasern entstanden war, lag. Drei Kerne waren hier sehr klein, und es liess sich in denselben noch je ein Chromatinfaden beobachten, der wohl je einem dieser Kerne Ursprung gegeben hat.

Es sei schliesslich bemerkt, dass die ruhenden Zellkerne in Wurzelspitzen, welche sich eine Stunde in einer 0,75 proc. Chloralhydratlösung befanden, recht häufig amöboide Formen aufweisen. Die Umrisse solcher Kerne sind mehr oder weniger lappenförmig, die Lappen zuweilen ganz kurz, in anderen Fällen länger (Fig. 29, 31). Diese Kerne enthalten häufig zwei, oder sogar drei Nucleolen (Fig. 30, 31a). Ganz regelmässig zeigen derartige amöboide Zellkerne jene Zellen in der Columella der Wurzelhaube, welche Stärkekörner enthalten, die sich wie passive, specifisch schwerere Körperchen in einer

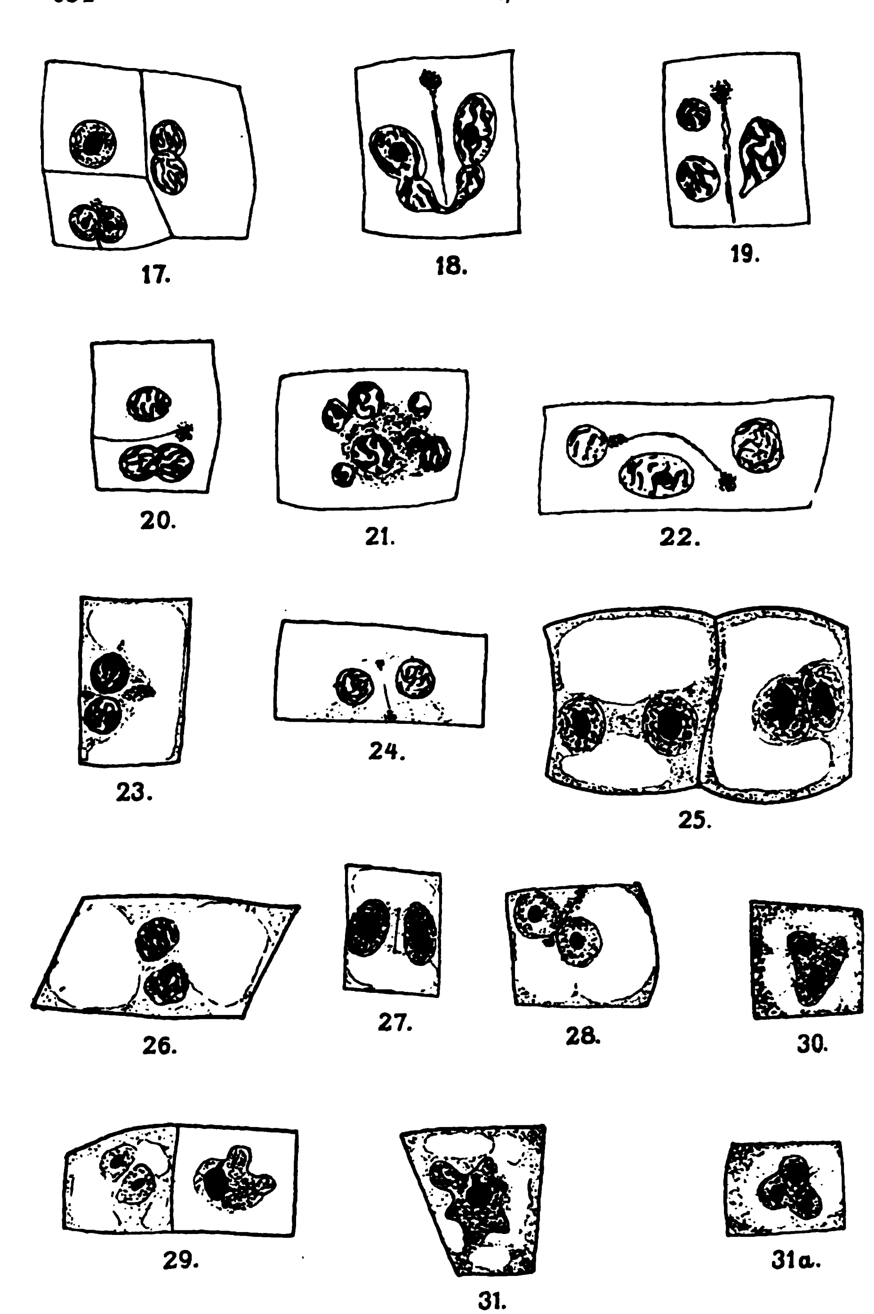


Fig. 17—31.
Zellen aus Wurzelspitzen von *Vicia faba*, welche 1 Stunde mit 0,75% Chloralhydrat behandelt und hierauf fixirt wurden. Fig. 17—21, 23—30 Periblemzellen, Fig. 22 Endodermis, 31, 31a Zellen aus dem Transversalmeristem.

Flüssigkeit verhalten. Die Kerne dieser Zellen haben unter dem Einfluss der Chlorallösung nach allen Seiten hin kurze Fortsätze getrieben, so dass sie einen ganz unregelmässigen Umriss aufweisen.

2. Wurzeln, welche eine Stunde lang der Einwirkung der Chlorallösung ausgesetzt wurden, wurden sodann in Wasser von 18° C, das öfters erneuert wurde, eine Stunde lang ausgewaschen. Einige wurden schon nach einem halbstündigen Auswaschen fixiert. Diese Wurzeln zeigen wenige Spiremstadien; bei denselben giebt es jedoch keine Spur von Spindelanlagen. Weder die zwei polaren Kappen, noch einen apolaren Periplast habe ich an diesen Kernen beobachtet. In zahlreichen Zellen fanden sich Gruppen von Chromosomen, die jedoch meist ein Aussehen hatten, das demjenigen der normalen Aequatorialplatte sehr ähnlich war. Die Chromosomen lagen einander näher als in Wurzeln, welche sogleich nach der einstündigen Einwirkung des Chloralhydrates fixirt wurden. Es gab auch Zellen, welche ganz normale Aequatorialstadien und eine schwach entwickelte, jedoch deutlich faserige Spindel zeigten. Diasterstadien zeigten meist den Anfang einer achromatischen Verbindungsspindel. Zwischen den beiden Chromatingruppen war bei einigen Figuren eine dichte Plasmamasse zu beobachten, in anderen Fällen jedoch an Stelle derselben parallel verlaufende Fasern, die aber nie bis zu den Chromosomen reichten. Zuweilen war in dieser Spindelanlage der Anfang der Zellplatte als ein feiner Querstrich zu beobachten.

Zweikernige Zellen ohne Zellplattenanlage kommen in solchen Wurzeln äusserst selten vor. Die Kerne liegen dann einander an. Hingegen giebt es zahlreiche Zellen, die zweikernig sind, jedoch zwischen beiden Kernen eine Zellplattenanlage besitzen. An diesen Anlagen und besonders an ihrem Rande sieht man dichte, körnige oder faserige Plasmamassen, die den Resten der Phragmoplasten (Verbindungsspindeln), resp. den neu sich bildenden, entsprechen.

Drei- oder mehrkernige Zellen habe ich in diesen Wurzeln nie beobachtet. Es ist dies um so auffallender, als es auch keine Mutterzellen giebt, die auf eine stattgefundene simultane Drei- oder Mehrtheilung schliessen liessen. Es ist daher höchst wahrscheinlich, dass die Kerne in drei- oder mehrkernigen Zellen theilweise verschmolzen sind. Wie ein solcher Vorgang zu denken ist, das haben mit Zellplattenanlagen ausgestattete Zellen gezeigt, welche den in Fig. 20 dargestellten ähnlich waren. Auf der einen Seite

der Zellplattenanlage fand ich einen kleinen Kern, auf der andern einen viel grösseren Kern, der eingeschnürt war. Es könnte sich bei diesem Kerne sowohl um eine amitotische Theilung als auch um eine Verschmelzung von zwei Kernen handeln. Betrachtet man aber dreikernige Zellen mit zwei Kernen auf einer Seite der Zellplattenanlage (Fig. 19), so kann man sich leicht die Entstehung der eben besprochenen Figuren durch Verschmelzung von zwei Kernen vorstellen. Für die Richtigkeit dieser Annahme spricht auch der Umstand, dass in Wurzeln, welche eine Stunde lang ausgewaschen wurden, weder eingeschnürte Kerne noch zwei freie

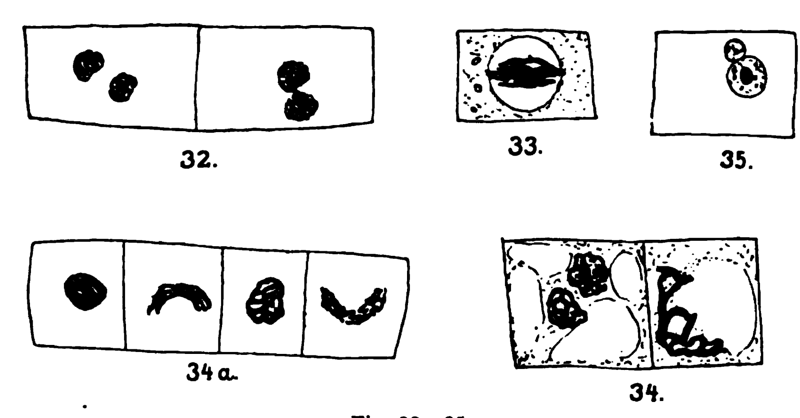
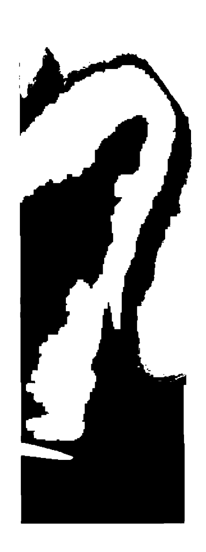


Fig. 32—35.
Zellen aus Wurzelspitzen von *Vicia faba*, welche nach der Chloralisirung 1 Std. lang in Wasser ausgewaschen wurden. 32, 34—35 Periblemzellen, 33 Pleromzelle.

Kerne auf einer Seite der Zellplatte vorkamen, und nicht daran zu denken ist, dass sich zwischen den Kernen schon Scheidewände völlig ausgebildet hätten.

Die ruhenden Kerne waren sowohl in der eigentlichen Wurzel als auch in der Wurzelhaube von normaler Form, meistens rundlich, ellipsoid. Höchstens zeigten in den äusseren Zellen der Wurzelhaube die Kerne eine schwach amöboide Form.

3. Wurzeln, welche eine Stunde lang ausgewaschen wurden, wiesen Verhältnisse auf, welche ganz ähnlich denen waren, welche ich in nach einem halbstündigen Waschen fixirten Wurzeln feststellen konnte. Die Wurzelspitzen besassen jedoch zahlreichere Spiremstadien; es gab aber an den Kernen in keinem einzigen Fall die bekannten Kappen, welche den Anfang der Spindel vorstellen. Die Stadien der Aequatorialplatte sind ebenfalls häufig, meist schon normal. In diesem Stadium lässt sich meist eine



deutliche Längsspaltung der Chromatinschleifen beobachten. In ziemlich wenigen Fällen bildeten die Chromosomen einen dichten Knäuel, um welchen herum ein unregelmässig begrenzter, hyaliner Hof ausgebildet war (Fig. 33). In jüngeren Theilen der Wurzelspitze fand ich keine zweikernigen Zellen ohne Zellplattenanlage. An dieser ist ein dichtes, zuweilen faseriges Plasma angesammelt, doch sind die Verbindungsspindeln kaum besser, ja meist schwächer entwickelt, als in Wurzeln, die nach einem halbstündigen Auswaschen fixirt wurden.

In älteren Zellen, die schon der Streckungszone angehören, giebt es häufig lockere Chromosomengruppen, welche durch die grosse Centralvacuole der Wand angedrückt sind (Fig. 34). Die ungünstigen Raumverhältnisse mögen Schuld daran sein, dass sich aus derartigen Chromosomengruppen keine normalen Aequatorialplatten gebildet hatten, wie dies in jüngeren Zellen der Fall ist. Aehnlich sind hier auch metakinetische Stadien häufig der Zellwand angedrückt (Fig. 34a). Sehr selten findet man in der jüngeren Hälfte der Streckungszone zweikernige Zellen ohne Zellplattenanlage. Die Kerne liegen in solchen Zellen einander dicht an.

Es giebt in den eben besprochenen Wurzelspitzen auch metakinetische Stadien, wo entweder die beiden Chromosomengruppen durch Chromatinschleifen verbunden oder frei sind (Fig. 32). Die ruhenden Kerne zeigen weder in der Haube noch in der eigentlichen Wurzelspitze amöboide Form.

4. Die eine Stunde lang ausgewaschenen Wurzeln wurden in feuchte Sägespähne verbracht und nach zwei- und siebzehnstündigem Verweilen in denselben fixirt. Wurzeln, welche zwei Stunden in Sägespähnen verweilt hatten, zeigten ganz deutliche Anzeichen, das normale Theilungsprocesse wieder zurückkehrten. Man sieht schon hie und da normale Aequatorialplatten, meist mit einer normalen, bipolaren Spindel, daneben allerdings noch dieselben Stadien mit einigen Abnormalitäten: so erscheinen unregelmässig begrenzte Höfe um die Chromatingruppen, die Spindelanlagen sind nicht immer bipolar, in älteren Partien, die schon der Streckungszone angehören, giebt es Zellen, in welchen lockere Chromatingruppen den Zellwänden angedrückt sind. Die Wurzelspitzen weisen recht häufig metakinetische Stadien mit achromatischen Verbindungsspindeln auf. Diese bestehen entweder aus dicken, spärlichen (Fig. 37, 40), oder aus feinen, zahlreichen Fasern, welche bis an die Chromosomengruppen oder an die schon reconstruirten Tochterkerne

reichen. Auch normale Phragmoplaste mit Zellplattenanlagen kommen vor, obwohl Anfangsstadien der Anaphasis ohne Zellplattenanlage häufiger sind. Auffallend sind zweikernige Zellen mit vollkommen reconstruirten Kernen, zwischen welchen eine schwach entwickelte Verbindungsspindel ohne Zellplattenanlage ausgespannt ist (Fig. 39). Derartig schwach ausgebildete Verbindungsspindeln kommen unter normalen Umständen zwischen vollkommen reconstruirten Kernen nicht vor; in unserem Fall handelt es sich jedoch

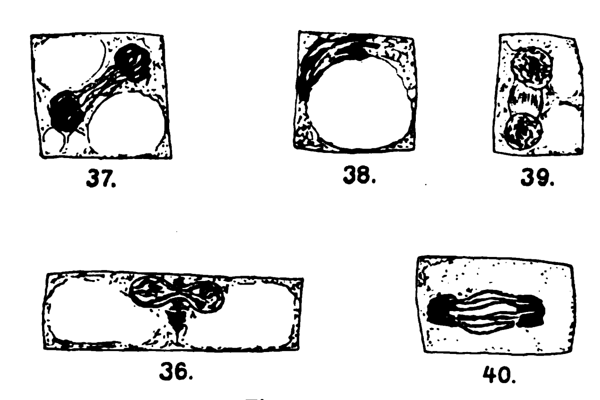


Fig. 36—40.
Zellen aus Wurzelspitzen von *Vicia faba*, welche sich nach der Chloralisirung und dem Auswaschen 2 Std. in Sägespähnen befanden. Fig. 36 Pleromzelle, 37—40 Periblemzellen.

offenbar um Verbindungsspindeln, die sich nach einer anfänglichen Degeneration herausgebildet haben und noch nicht völlig hergestellt sind.

In älteren Zellen, die schon der Streckungszone angehören, beobachtete ich äusserst selten zwei Kerne, welche dann immer einander dicht anlagen. In den älteren Zellen giebt es auch unregelmässige Chromosomengruppen, die keine Aehnlichkeit mit normalen Aequatorialplatten zeigen. Diese Chromosomengruppen sind durch die grosse Centralvacuole an die Zellwand angedrückt, und dieser Umstand hat es offenbar verursacht, dass sich aus der Chromosomengruppe keine normale Aequatorialplatte herausgebildet hatte. Auch einige unregelmässige metakinetische Stadien habe ich beobachtet, die durch die Centralvacuole an die Zellwand angedrückt waren (Fig. 38).

Die Phragmoplaste haben, wenn sie sehr breit sind, ein abnormes Aussehen. In ihren peripheren Theilen werden sie von ganz kurzen Fasern gebildet, die mit einander parallel und senkrecht

zu der Zellplatte verlaufen, ohne an ihren Enden eine Biegung zum Kerne aufzuweisen (Fig. 36). Die ruhenden Kerne sind von normaler Form, weder in der Wurzelhaube noch in dem eigentlichen Wurzelkörper amöboid.

5. Ueberraschend war die Ansicht der Längsschnitte durch Wurzelspitzen, welche nach siebzehnstündigem Verweilen in Sägespähnen fixirt worden waren. Sie zeigten äusserst spärliche mitotische Theilungsfiguren. Ich habe in der ganzen, sorgfältig durchmusterten Wurzelspitze kaum 4 bis 5 Figuren gesehen. Ihre achromatischen Spindeln sind sehr schwach ausgebildet. Spireme mit oder ohne Spindelanlage giebt es in der Wurzelspitze meist überhaupt nicht. Hingegen giebt es zahlreiche Stadien, die Wasielewski als amitotische Kerntheilungen, speziell als Diatmesen bezeichnet hat, sowie zweikernige Zellen, welche meist Anlagen von Scheidewänden besitzen. Die ruhenden Kerne der äusseren Haubenzellen, sowie zahlreiche ruhende Kerne des Wurzelkörpers sind amöboid, von unregelmässig gelappter Form. Sie zeigten zuweilen unregelmässig gestaltete Nucleolen. Meist besassen solche Kerne mehrere, 2—3 Nucleolen.

An den Zellplattenanlagen, besonders an ihren Rändern, gab es meist ein dichtes Plasma (Fig. 44, 51, 54), welches ganz ähnlich jenem ist, das aus den Fasern der Verbindungsspindel in eingestellten Theilungsfiguren entsteht. Die Zellplattenanlagen haben die verschiedenste Grösse und Lage. Sie sind entweder ringsum frei (Fig. 49, 51) oder an einer Seite mit der Wand der Mutterzelle verbunden (Fig. 52) und zeigen meist eine unregelmässige Richtung, d. h. sie weichen von der Richtung der orthogonalen Trajectorien beträchtlich ab. Auch habe ich Figuren gesehen, wo die Kerne hantelförmig waren und zu beiden Seiten der Einschnürung sich Zellplattenanlagen befanden (wie Fig. 36 und etwa Wasielewski's Fig. 11). Man findet Kerne, wo man im Zweifel ist, ob man sie als amöbenförmige oder eingeschnürte zu bezeichnen hat, besonders wenn der Kern mehrmals hintereinander eingeschnürt ist (Fig. 50). Es wäre an sich zwar ganz gleichgültig, wie man die Form derartiger Kerne bezeichnet, aber man verbindet mit der Bezeichnung schon die Erklärung dieser Form, und in unserem Falle ist es schwer zu entscheiden, wo es sich um einfache Veränderungen der Kernform handelt, welche zu keiner Kerntheilung führen, wo der Kern sich einschnürt, um sich direct zu theilen, wo Einschnürungen bei Kernverschmelzungen entstehen oder wo aus un-

regelmässig gelagerten Chromosomen Kerne von unregelmässiger Form sich herausbilden.

Auffallend waren in Wurzelspitzen, welche nach einstündiger Chloralhydrateinwirkung und einstündigem Auswaschen 17 Stunden

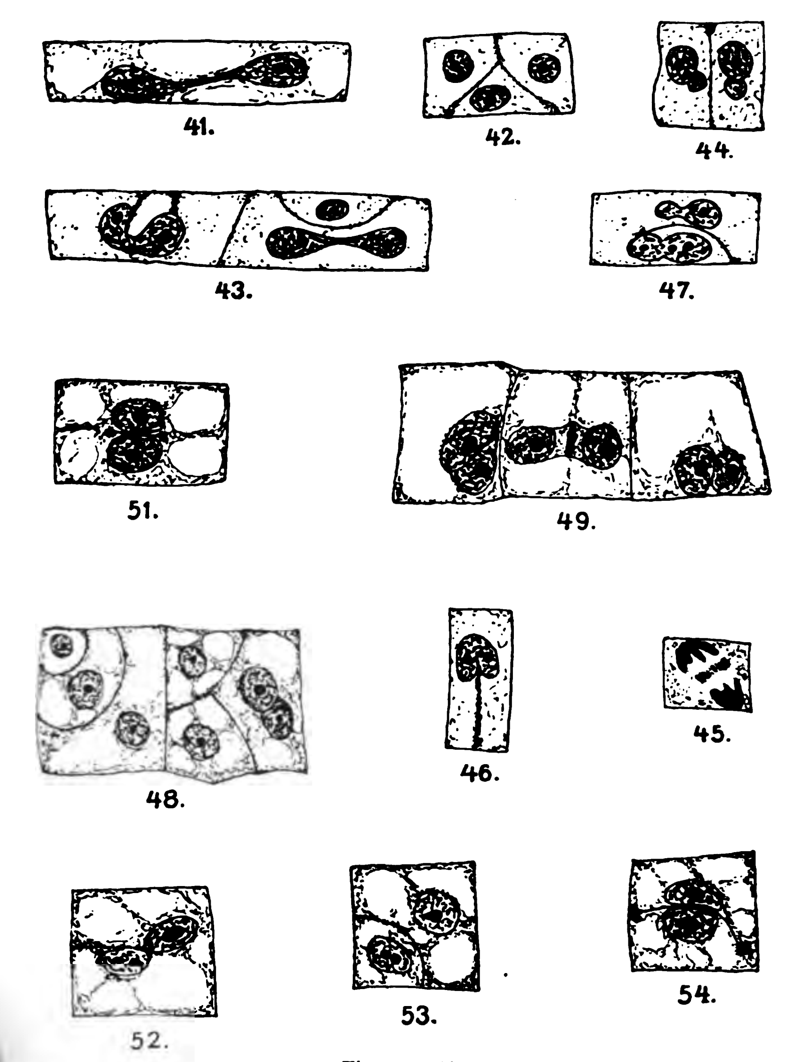


Fig. 41—54.
Zellen aus Wurzelspitzen von *Vicia faba*, welche nach der Chloralisirung und dem Auswaschen 17 Std. in Sägespähnen verblieben waren. Fig. 41, 43, 46 Pleromzellen, sonst Periblemzellen.

in Sägespähnen verblieben waren, Zellen, die schon fertige Scheidewände enthielten, welche ganz unregelmässig verliefen (Fig.

42, 43, 47, 53). Häufig waren die neuen Scheidewände menisken-artig (uhrglasförmig) gestaltet. Es liess sich sicherstellen, dass sich derartige Zellen mehrmals hintereinander (oder simultan?) in mehrere Zellen getheilt hatten; die Tochterzellen waren jedoch auffallend klein und mit kleinen Kernen versehen (Fig. 42, 48). In derartigen Zellen beobachtete man nicht selten eingeschnürte Kerne.

Manche Zellen enthalten auffallend grosse Kerne. Diese Kerne zeigen meist eine Einschnürung oder eine sonst abnorme Form, auch besitzen sie meist mehr als einen Nucleolus. Sie haben etwa die Grösse von jenen Doppelkernen, die dicht aneinander liegen und die man sich als durch eine Diatmese, also eine directe Kerntheilung, entstanden denken könnte. In Fig. 50 ist eine Reihe von Zellen dargestellt, in welchen es einerseits normale rundliche Kerne, andererseits Doppelkerne oder Uebergangsstadien von diesen zu normalen Kernen, schliesslich abnorme grosse Kerne giebt, welche eingeschnürt oder an ihrer Oberfläche buchtig erscheinen.

Ausser derartigen Kernen enthalten einige Zellen, besonders in älteren Theilen des Pleroms, hantelförmig ausgezogene Kerne (Fig. 41, 43); die beiden Kernhälften sind durch einen ziemlich langen dünnen Verbindungsfaden verbunden. Jedoch kommen Uebergangsformen von solchen hantelförmigen Kernen, die mit Wasielewski als Diaspase zu bezeichnen wären, zu jenen Formen vor, welche von demselben Autor als Diatmese bezeichnet wurden (vergl. Fig. 47, 49).

50.

Fig. 50 wie Fig. 41 bis 54. Eine Periblemzellenreihe.

Wenn wir die Resultate der eben geschilderten Versuchsserie überblicken, so sehen wir, dass die Chlorallösung zunächst die Kern- und wahrscheinlich auch die Zelltheilung sistirt. Die achromatischen Fasern degeneriren, ja es ist wahrscheinlich, dass auch die Scheidewandanlagen theilweise aufgelöst werden. Sie zeigen in Wurzelspitzen, auf welche die Chlorallösung 1 Stunde eingewirkt hatte und die sodann sofort fixirt wurden, recht häufig eine unbestimmte Begrenzung und sind überhaupt selten so scharf ausgeprägt, wie in normalen Wurzelspitzen. Bei der Einstellung der

Theilungsprocesse, welche offenbar nicht in allen Zellen zu gleicher Zeit geschieht und nicht gleich schnell vor sich geht, kommen Störungen vor, die je nach den verschiedenen Stadien, die sistirt werden, verschiedene Folgen haben können. Was das Stadium der Aequatorialplatte (Monaster) betrifft, so ist allgemein zu beobachten, dass die Chromosomen unregelmässig in einem grossen Haufen vertheilt werden, welcher den grössten Theil einer Zelle einnehmen kann. Von der achromatischen Spindel oder ihrer Anlage ist da nichts zu sehen. Bei der Metakinesis begegnet man recht häufig der Erscheinung, dass sich einzelne Chromosomen nicht von einander trennen können, vielmehr verbunden bleiben und so die beiden Chromosomengruppen, welche die Anlagen der Tochterkerne vorstellen, verbinden. Aus solchen Figuren würden, wenn eine Reconstruction der Chromosomen zu einem Kerne stattfinden würde, offenbar hantelförmige Kerne entstehen. Weiter werden Abweichungen gefunden, wo sich bei der Metakinesis die Chromosomen in mehr als zwei Gruppen zusammenstellen, wobei die Gruppen durch einzelne Chromatinschleifen verbunden bleiben können (Fig. 12). Aus solchen Gruppen können später mehrere eventuell unregelmässig geformte Kerne simultan entstehen. Einzelne Kerne könnten miteinander verbunden sein. Ich habe gesagt, dass die Theilungsprocesse durch die Chloralhydratlösung eingestellt werden. Hingegen gehen in zahlreichen Zellen die Reconstructionen der Tochterkerne ziemlich normal vor sich. Dies geschieht wahrscheinlich meist in Zellen, in denen die Chromosomengruppen zu Beginn der Chloraleinwirkung schon nahe der Reconstruction standen, obschon auch hierin Variationen wohl anzunehmen sind. Denn es giebt zweikernige Zellen, wo zwischen beiden Kernen noch keine Spur von einer Scheidewandanlage anzutreffen ist, andererseits solche, wo schon die Scheidewand in verschiedenen Stadien angelegt erscheint. In zweikernigen Zellen wandern meist die beiden Kerne zu einander. Sie liegen dann entweder einander direct dicht an oder werden bloss durch die Scheidewandanlage getrennt. Es sei nochmals bemerkt, dass nichts dafür spricht, dass derartige Doppelkerne auf eine Amitose hindeuten. Man kann zwar eingeschnürte Kerne hie und da beobachten, doch handelt es sich da höchst wahrscheinlich um Kerne, welche aus zwei dicht aneinander liegenden, eventuell durch Chromatinschleifen verbundenen Chromosomengruppen entstanden sind. Man kann ja eine ganze continuirliche Reihe von Figuren zusammenstellen, wo auf einer Seite der

Scheidewandanlage entweder zwei getrennte Chromosomengruppen oder zwei reconstruirte Kerne sich befinden (Fig. 10, 11, 19), und wo da entweder zwei zusammenhängende Chromosomengruppen oder ein hantelförmiger, eventuell eingeschnürter Kern zu sehen sind (Fig. 20). Was die amöbenförmigen ruhenden Kerne betrifft, welche so häufig zwei bis drei Nucleolen enthalten, so hängt ihre Form wohl mit einer Kerntheilung überhaupt nicht zusammen. Denn amöboide Kerne kommen reichlich auch in der Haube vor und zwar besonders in ihren centralen Theilen, in welchen sich die Zellen nicht mehr theilen, und wo ich nach der Chloralwirkung nie zweikernige Zellen, welche eventuell eine Scheidewandanlage besitzen, beobachtet habe.

Nach einem halb- und einstündigen Auswaschen der chloralisirten Wurzeln kehren offenbar wieder Vorgänge der normalen karyokinetischen, mitotischen Theilung zurück. Es erscheinen Spireme, unregelmässig vertheilte Chromosomen treten zu Aequatorialplatten zusammen, hie und da treten faserige Spindeln auf; zweikernige Zellen ohne Zellplattenanlagen kommen sehr selten vor. Nach einem zweistündigen Verweilen der ausgewaschenen chloralisirten Wurzeln in feuchten Sägespähnen zeigen die Wurzelspitzen zahlreiche normale karyokinetische Figuren; aus manchen Umständen lässt sich schliessen, dass in zweikernigen Zellen zwischen den Kernen Phragmoplaste entstanden sind, welche zur Bildung oder Vollendung der Scheidewand führen. Zweikernige Zellen ohne Scheidewandanlage sind äusserst selten und kommen bloss in älteren Partien der Wurzelspitze vor. Die beiden Kerne liegen da dicht einander angedrückt. Es ist wichtig, dass ich Zellen mit drei oder noch mehr Kernen in diesen Wurzeln nicht beobachtet habe, auch fand ich keine Mutterzellen, welche auf eine simultane Drei- oder Mehrtheilung schliesen liessen. Ich bin überzeugt, dass in solchen Zellen, welche drei oder mehr Kerne enthielten, diese verschmolzen sind.

Offenbar geht nun die Fähigkeit der Zellen zu mitotischen Theilungen bei weiterem Verweilen der Wurzel in Sägespähnen allmählich wieder verloren, denn nach 17 Stunden zeigen die Wurzelspitzen sehr selten mitotische Figuren, hingegen kommen verschiedene Figuren vor, welche sich in zweierlei Weise erklären liessen: Es könnten dies amitotische Kerntheilungen sein, die mit einer Zelltheilung verbunden wären, oder es könnten Figuren sein, die aus mitotischen Figuren entstanden sind, ähnlich wie wir solche

[illegible] die voll-

[illegible] un-

[illegible] ständig [illegible] zentei-

[illegible] Sprosspitze

[illegible] In diesen Wirtel-

[illegible] Stellung vor. Jedoch

zeichnen sich die Figuren durch relative Faserarmuth aus. Ja in einigen metakinetischen Stadien waren die Fasern wieder degenerirt, d. h. in körniges Plasma umgebildet, oder sie verschwanden ohne Spur. Zweikernige Zellen waren äusserst selten. In denselben

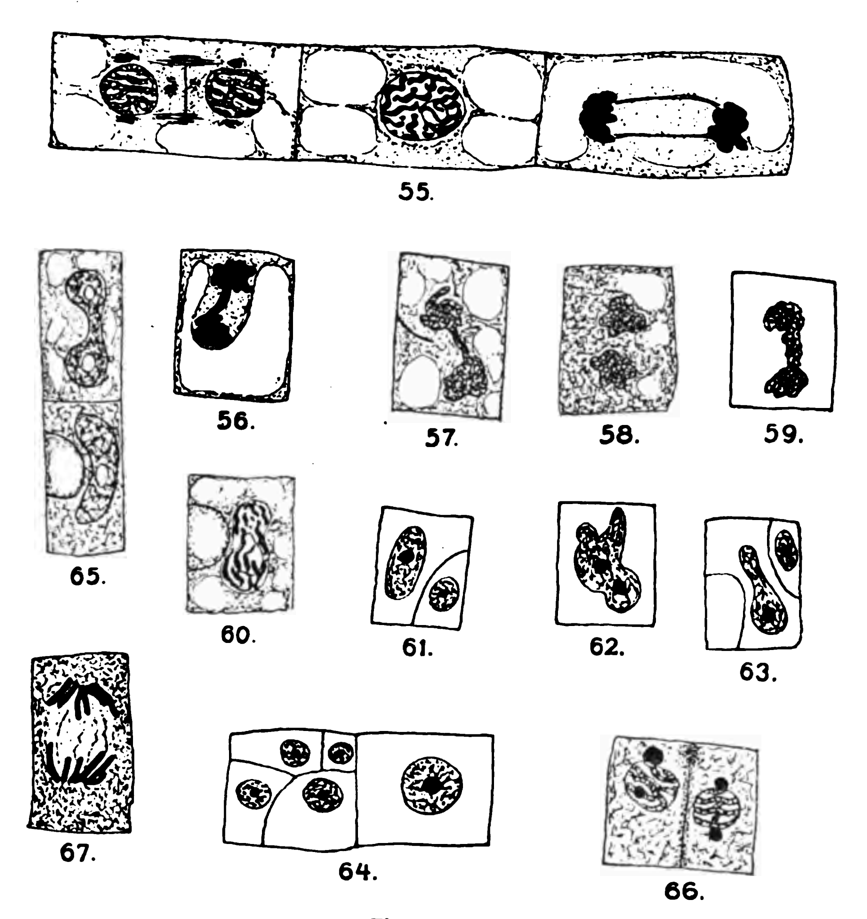


Fig. 55—67.
Zellen aus Wurzelspitzen von *Vicia faba*, die mit 0,75% Chloralhydrat 1 Std. lang behandelt und entweder sofort fixirt wurden (Fig. 55—56), oder nach dem Chloralisiren 1 Std. lang gewaschen wurden (Fig. 57—59), oder nach dem Auswaschen 5 (Fig. 60) bis 8½ Std. (Fig. 61—67) in Sägespähnen sich befanden. Fig. 57, 58, 66, 67 sind Dermatogenzellen, sonst Periblemzellen.

lagen die Kerne dicht bei einander. In einigen Zellen gab es Kerne von unregelmässiger Form, welche sich wahrscheinlich aus den unregelmässigen Chromosomengruppen, die durch Umwandlung der Aequatorialplatten entstanden sind, reconstruirt haben.

4. Wurzelspitzen, welche sich $8^1/_2$ Stunden nach dem Chloralisiren und Auswaschen in Sägespähnen befunden hatten, besitzen keine mitotische Figur mit normalen Spindelfasern (cf. Fig 67). Einige Zellen besitzen unregelmässig vertheilte Chromosomen, welche wohl aus einer Aequatorialplatte herstammen. Andere Zellen enthalten zwei Chromosomengruppen, die häufig durch Chromatinschleifen verbunden sind. Hie und da giebt es zweikernige Zellen mit oder ohne Scheidewandanlage. In einigen Zellen giebt es mehr oder weniger tief eingeschnürte Kerne. Diese Zellen können Scheidewandanlagen besitzen (Fig. 60, 65). Merkwürdig waren Zellen, welche durch eine ganz unregelmässig verlaufende Scheidewand in eine grössere und eine viel kleinere Tochterzelle getheilt waren. Die kleinere Zelle war kernlos, die grössere besass entweder zwei Kerne oder einen eingeschnürten Kern (Fig. 60, 63, 65). Die kleinere Zelle war oft uhrglasförmig oder meniskenartig und enthielt dem Aussehen nach normales Cytoplasma.

Es könnte scheinen, dass in einer vegetativen Zelle derartige Scheidewände unter Vermittelung eines Phragmoplasten überhaupt nicht entstehen könnten, besonders wenn eine Tochterzelle dabei kernlos ist. Aber ich habe in einem parallelen, mit *Allium* angestellten Versuche ganz sicher Phragmoplaste beobachtet, welche bloss an einer Seite mit dem Kerne zusammenhingen oder ganz frei waren; die in ihnen angelegte Zellplatte war gekrümmt. Es ist daher nicht nöthig, anzunehmen, dass hier eine Scheidewand unabhängig von einer Mitose gebildet wird.

5. Wurzelspitzen, welche sich nach dem Chloralisiren und Auswaschen 21 Stunden in Sägespähnen befanden, zeigen zahlreiche Mitosen in allen Stadien. Zwischen normalen Zellen befinden sich hier einzelne oder Reihen bildende, relativ lange Zellen, welche sich auch in Bezug auf den Kern oder die mitotische Theilung von normalen Zellen auffallend unterscheiden. Enthalten sie einen Kern, so ist dieser entweder atypisch gross (Fig. 68) oder eingeschnürt (Fig. 69). Die Zellen können dann auch eine Scheidewandanlage besitzen, oder es ist in ihnen zuweilen ein kleiner kernloser Raum abgetrennt. Enthalten sie zwei Kerne, so haben dieselben die typische Grösse und liegen einander an, wenn sie nicht durch eine unvollständige Scheidewand getrennt sind. Oder es enthalten schliesslich die Zellen zwei mitotische Theilungsfiguren. Ich habe alle Stadien dieser Theilungen beobachten können. Die erste Anlage der achromatischen Figur er-

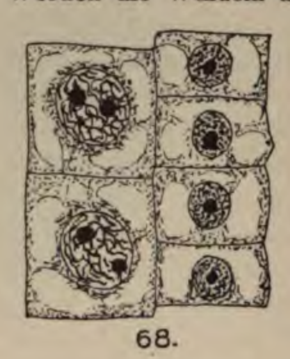
scheint um die Kerne als ein dieselben allseitig umgebender, hyaliner Hof, welcher jedoch nach Anlage der Spindelfasern bipolar wird. Die Figuren stehen entweder in einer Linie hinter einander, oder sie sind schief zu einander orientirt; je nach der Länge der Zelle liegen sie nahe bei einander oder sind von einander entfernt. Es werden nur zwischen den Schwesterkernanlagen Phragmoplaste und Scheidewände gebildet (Fig. 70). Deshalb entstehen bei solchen Theilungen meist zwei periphere, einkernige Zellen und eine mittlere zweikernige. Zuweilen fliessen jedoch in der mittleren Zelle die beiden Kernanlagen zu einem einzigen grösseren Kern zusammen.

Die Zellen mit zwei Theilungsfiguren enthalten häufig eine unvollendet gebliebene Scheidewandanlage (Fig. 70). Da wir gesehen haben, dass derartige Scheidewandanlagen in zweikernigen Zellen durch Degeneration des Phragmoplasten unvollendet bleiben und dieser auf eine mitotische Theilung hinweist, wird man mit einer grossen Wahrscheinlichkeit schliessen können, dass Zellen mit zwei Theilungsfiguren durch Einstellung der Scheidewandbildung unter Vermittelung eines Phragmoplasten zweikernig geworden sind, und dass sich diese Kerne, bevor sie zur etwaigen Verschmelzung Zeit hatten, mitotisch theilten. Hierüber werden wir später bei der Discussion der Verhältnisse in chloralisirten Wurzelspitzen von *Pisum* noch eingehender zu sprechen haben.

Hier will ich nur anführen, dass Wasielewski Zellen mit zwei mitotischen Theilungsfiguren für einen Beweis hält, dass sich amitotisch getheilte Kerne später wieder mitotisch theilen können. Er meint (l. c., p. 37), dass es nach der amitotischen Theilung der Kerne eine Zeitspanne giebt, in der bereits zwei Kerne vorhanden sind, ohne dass noch eine Zellwand angelegt ist. Da der Verbindungsschlauch (Phragmoplast), vor allem aber die Anlage der Zellwand zwischen zwei Kernen die stattgehabte Mitose verrathen, so hätten wir ein leichtes Kennzeichen, ob irgend eine Kerntheilung mitotisch oder amitotisch war. Wir haben jedoch gesehen, dass zweikernige Zellen auch nach stattgehabter Mitose durch Degeneration des Verbindungsschlauches (Phragmoplasten) entstehen können, dass jedwede Spur desselben verschwinden kann, und dass daher das von Wasielewski angeführte Kennzeichen trügen kann.

Noch muss hier angeführt werden, dass bei den Mitosen in jenen langen Zellen, die einen grossen Kern besassen, eine doppelte Chromosomenzahl zu beobachten ist (Fig. 70). Auch hierüber werden wir im folgenden Capitel eingehender berichten.

Wir können aus unseren Versuchen mit *Vicia* nachfolgendes schliessen: Die Chloralisirung stellt die Kern- und Zelltheilung ein. Werden die Wurzeln ausgewaschen und unter normalen Verhältnissen weiter kultivirt, so schreitet zunächst die Degeneration der Theilungsfiguren weiter, sodann kehrt jedoch die Theilungsfähigkeit wieder zurück, um nach einer kurzen Zeit wieder zu verschwinden. Es degeneriren nochmals die Theilungsfiguren. Schliesslich kehrt die Theilungsfähigkeit definitiv zurück. Bei den beiden Einstellungen der Theilungsprocesse können zweikernige Zellen entstehen, oder Zellen mit unregelmässig geformten, häufig sanduhrförmigen Kernen erscheinen. In zweikernigen Zellen legen sich die beiden Kerne dicht aneinander und können Diatmesen vortäuschen.



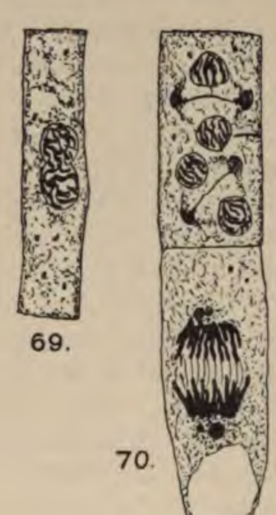


Fig. 68—70.
Zellen aus Wurzelspitzen von *Vicia faba*, welche nach der Chloralisirung und dem Auswaschen 21 Std. lang in Sägespähnen sich befanden. Fig. 68, 70 sind Periblemzellen, Fig. 69 ist eine Pleromzelle.

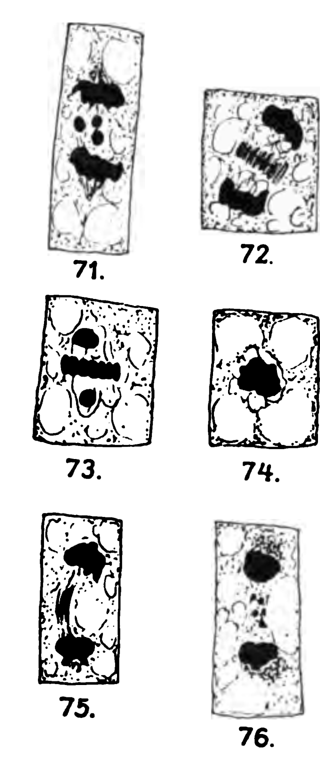
III.

Ich habe weiter Versuche mit Keimwurzeln von *Pisum sativum* angestellt, um mich zu überzeugen, wie bei dieser Pflanze die Chloralisirung wirkt. Es hat sich ergeben, dass hier die Verhältnisse einfacher liegen als bei *Vicia faba*, sodass die Richtigkeit meiner Auffassung, dass die Chloralisirung kaum amitotische Theilungen hervorruft, an dieser Pflanze klar bewiesen werden konnte. Man kann hier, wenn man die successiv fixirten Wurzelspitzen untersucht, eine ununterbrochene Reihe von Veränderungen an normalen kinetischen Kerntheilungen feststellen, welche schliesslich zu Bildern führen, die man, ohne ihre Entwickelungsgeschichte zu kennen, sehr leicht für directe Theilungen halten könnte.

Die Wurzelspitzen von 2—3 cm langen Keimwurzeln wurden bei einer Temperatur von 20° C. 1 cm tief in 0,75 % Chloralhydratlösung getaucht und in derselben 1 Stunde lang gelassen; hierauf wurde

ein Theil der chloralisirten Wurzelspitzen fixirt. Die übrigen wurden in Wasser von 18—21 C. 1 Stunde lang gewaschen, und darauf wieder ein Theil derselben fixirt. Die übrigen Keimwurzeln kamen in feuchte Sägespähne und wurden nach 3, 5 1/2, 17, 20, 27 und 41 Stdn. fixirt. Die Fixirung, Färbung und sonstige Behandlung geschah in derselben Weise, wie in den oben beschriebenen Versuchsreihen.

1. Wurzelspitzen, welche sofort nach der Chloralisirung fixirt wurden, zeigen ruhende Zellkerne von ganz normaler Form. Die Theilungsfiguren zeigen noch achromatische Spindeln oder deren Reste. Die Aequatorialplatten besitzen in den älteren Theilen der Wurzelspitze nur noch äusserst spärliche faserige Differenzirungen (Fig. 73), in den jüngeren Theilen derselben ist die Spindel besser erhalten, obschon die achromatischen Fasern auch hier spärlicher als unter normalen Verhältnissen, hingegen jedoch dicker, wie aus mehreren verschmolzen, sind. Die metakinetischen Stadien zeigen, ebenso wie die anfänglichen anaphasischen, entweder faserige Reste von Verbindungsspindeln, wobei jedoch die Zahl der Fasern recht spärlich ist (Fig. 75), dieselben wie verschmolzen aussehen und zuweilen bloss als zwei oder drei dicke Fasern von einem dichten homogenen Plasma auftreten, oder es lässt sich an den Resten der Verbindungsspindel keine faserige Differenzirung mehr feststellen. Zwischen den beiden Tochterkernanlagen liegen dann homogene Plasmamassen, welche in ihrem Aussehen den Kernnucleolen gleichen. Die Fig. 71—76 stellen die häufigsten Formen der in diesen Wurzelspitzen vorkommenden Theilungsfiguren vor. Ziemlich gut sind die faserigen Differenzirungen in Stadien erhalten, wo zwischen den Tochterkernen schon die Zellplatte angelegt ist. Zweikernige Zellen mit ruhenden Zellkernen sind noch nicht vorhanden.



Figur 71—76.
Periblamzellen aus Wurzelspitzen von *Pisum sativum*, welche 1 Std. lang mit 0,75% Chloralhydrat behandelt und hierauf sofort fixirt wurden.

2. Chloralisirte Wurzelspitzen besitzen nach einstündigem Auswaschen ebenfalls ruhende Kerne von normaler Form, d. h. es kommen weder im meristematischen Theile der Wurzelspitze noch in der Wurzelhaube amöbenförmige, ruhende Kerne vor. In den Wurzelspitzen giebt es überhaupt keine faserigen achromatischen Spindeln. Zahlreiche Zellen enthalten 14 in einem unregelmässigen Haufen liegende Chromosomen; zuweilen liegen die Chromosomen in zwei nicht vollständig getrennten Gruppen (Fig. 77). In einigen Fällen waren die Chromosomen in diesen Zellen einfach, dann betrug ihre Zahl 14, in anderen Fällen waren sie längsgespalten; sehr selten waren die Längshälften von einander theilweise getrennt. Derartige Stadien zeichneten sich einerseits durch relativ dünne Chromosomen aus, weiter auch dadurch, dass immer je zwei Chromosomen einander genähert waren und parallel verliefen. An solchen Stadien beobachtete ich nie Anzeichen einer Reconstruction. Hingegen waren an Chromosomenhaufen mit ungespaltenen Chromosomen Anzeichen einer Reconstruction zu einem Kerne von unregelmässiger Form zu beobachten, obschon dies sehr selten war. In anderen Chromosomenhaufen ist ein Zusammenfliessen einzelner Chromosomen zu einem homogenen Gebilde zu sehen.

Metakinetische Stadien mit individualisirten Chromosomen konnte ich nicht feststellen. Immer waren die Tochterkernanlagen schon mit einer Kernmembran versehen (Fig. 78, 79), der Kern selbst zeigte jedoch deutlich noch die ursprüngliche Anordnung der Chromosomen, aus welchen er entstanden war. Die Tochterkerne zeigten meist an ihren einander zugekehrten Seiten eine concave Einbuchtung, hatten daher ein nierenförmiges Aussehen. Zwischen den Tochterkernen befanden sich im jüngeren Theile der Wurzelspitze dichte Plasmamassen, die in ihrem Aussehen der Nucleolarsubstanz glichen (Fig. 79). Diese Massen sind offenbar durch Umwandlung von Verbindungsspindeln entstanden. Zuweilen waren statt dieser Plasmamassen grössere Körnchengruppen zwischen den Tochterkernen vorhanden; in älteren Theilen der Wurzelspitze, welche schon in die Streckungszone übergingen, gab es meist zwischen den sich reconstruirenden Tochterkernen keinen Rest von einer Verbindungsspindel mehr. Ausser diesen zweikernigen Zellen mit Kernen, die sich eigentlich noch im Stadium der Reconstruction befanden, gab es noch zweikernige Zellen mit Kernen, deren Structur derjenigen der ruhenden Kerne glich (Fig. 80). In diesen Zellen war meist ein Rest der Scheidewandanlage vorhanden. Dieser

lag entweder frei zwischen den Kernen oder war der einen Seitenwand angewachsen. An ihr befand sich oft ein dichtes, homogenes Plasma. In zweikernigen Zellen liegen die Kerne sehr selten dicht aneinander, meist sind sie von einander ein wenig entfernt (Fig. 80). In diesen Wurzelspitzen habe ich keinen einzigen eingeschnürten Kern gesehen, und ich meine, dass es kaum möglich ist, daran zu zweifeln, dass alle die bisher beschriebenen Figuren, die im Vergleiche mit Verhältnissen, welche normale Wurzelspitzen aufweisen, als abnorm zu bezeichnen sind, durch Störung der normalen, kinetischen Theilungen entstanden sind. Wenn dies jedoch der Fall ist, so muss man vorsichtig untersuchen, was im weiteren mit den umgewandelten Theilungsfiguren geschieht.

3. Die ruhenden Kerne in den Wurzelspitzen, welche sich nach dem Auswaschen 3 Stunden in Sägespähnen befunden hatten und hierauf fixirt wurden, haben meist normale Form. Amöbenförmige Kerne giebt es in diesen Wurzelspitzen nicht. Sehr spärlich kommen Kerne vor, welche zum Theil durch ihre Structur auf eine unlängst stattgebabte Reconstruction hindeuten und ziemlich gross und von nicht ganz regelmässiger Form sind (Fig. 84). Es ist sehr wahrscheinlich, dass diese Kerne aus jenen sich reconstruirenden Chromosomengruppen entstanden sind, welche wir in den eben ausgewaschenen Wurzelspitzen gesehen haben. Diese Kerne sind jedoch nicht als eingeschnürte, d. h. direct sich theilende, zu deuten, denn ihre Umrisse zeigen mehrfache, seichte Einbuchtungen. Ich habe einen einzigen Kern beobachtet, welcher als eingeschnürt gedeutet werden könnte. Dieser Kern befand sich jedoch in einer Zelle, welche deutlich grösser war als die Nachbarzellen, und es ist möglich, dass derselbe aus einem Chromatinhaufen entstanden ist, welcher eingeschnürt war, wie wir solche in Wurzelspitzen beobachten können, welche 1 Stunde nach dem Chloralisiren fixirt wurden. Dass es sich nicht um eine amitotische Theilung handelt, schliesse ich aus nachfolgenden Gründen: Der angeschnürte Kern befindet sich in einer Zelle, welche ein wenig grösser ist als die Nachbarzellen. In ähnlichen grösseren Zellen werden wir un-



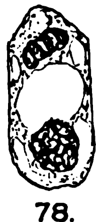




Fig. 77—79.
Zellen aus einer Wurzelspitze von *Pisum sativum*, welche nach der Chloralisirung 1 Std. lang ausgewaschen und hierauf fixirt wurden. Fig. 77 Periblem-, 78 Plerom-, 79 Dermatogenzelle.

zweideutige Reste von umgewandelten oder gestörten normalen kinetischen Figuren nachweisen können. Sonst giebt es in den Wurzelspitzen keine normalen kinetischen Figuren, welche darauf hindeuten könnten, dass hier wirkliche Theilungen vor sich gehen, sodass es schwer zu erklären wäre, wie zwischen kleinen Zellen, die sich nicht theilen, eine grössere entstehen kann (da doch hier ein gleitendes Wachsthum sicher ausgeschlossen ist). Dies führt zu der wahrscheinlicheren Annahme, dass die Zelle vor der Chloralisirung herangewachsen ist und sich zur Theilung vorbereitete, dass jedoch die Theilung durch die Chloralisirung gestört wurde und auf irgend welche Weise ein angeschnürter Kern entstanden ist.

In einigen Zellen sind Gruppen von individualisirten Chromosomen vorhanden, deren es in jeder Zelle 14 giebt. Sie zeigen meist eine Längsspaltung und sind im Centrum der Zelle unregelmässig vertheilt (Fig. 82, 83). Es giebt hingegen keine Gebilde, welche aus verschmolzenen Chromosomen entstanden wären, wie wir solche vorhin beschrieben haben. Jene Gruppen von längsgespaltenen, individualisirten Chromosomen scheinen mir darauf hinzudeuten, dass allmählich normale Theilungsvorgänge in der Wurzelspitze zum Vorschein kommen, was wir noch im weiteren begründen werden. In den Wurzelspitzen giebt es recht spärliche Spireme. Dagegen lassen sich zahlreiche zweikernige Zellen beobachten. Meist liegen die Kerne dicht aneinander (Fig. 81), sie sind dabei jedoch durch die Kernmembran von einander vollständig getrennt, oder, was seltener vorkommt, sie sind von einander entfernt. In einigen dieser Zellen giebt es Reste von Scheidewandanlagen (Fig. 85), in anderen fehlen dieselben. Zuweilen haben die Kerne in zweikernigen Zellen eine unregelmässige Gestalt, was wohl auf eine Reconstruction aus einer unregelmässigen Chromosomengruppe zurückzuführen ist. Von Spindelfasern war keine Spur zu entdecken, ebenso von den oben erwähnten, nucleolenähnlichen Plasmamassen, welche durch Umwandlung von Spindelfasern entstanden sind.

4. Es wurden weiter Wurzelspitzen fixirt, die sich 5 1/2 Stunden in Sägespähnen (nach einstündiger Chloralisirung und einstündigem Auswaschen) befunden hatten. Die ruhenden Kerne dieser Wurzelspitzen waren von normaler Form, d. h. es gab keine amöbenförmige ruhende Kerne. Es erscheinen Spireme viel häufiger als in den 3 Stunden nach dem Auswaschen fixirten Wurzelspitzen. Dieselben besitzen jedoch noch nicht die kappenförmigen Anlagen von bipolaren Spindeln. Gruppen von individualisirten Chromo-

somen kamen in einzelnen Zellen etwa ebenso häufig vor wie in den vorhin beschriebenen Wurzelspitzen. Diese Gruppen waren

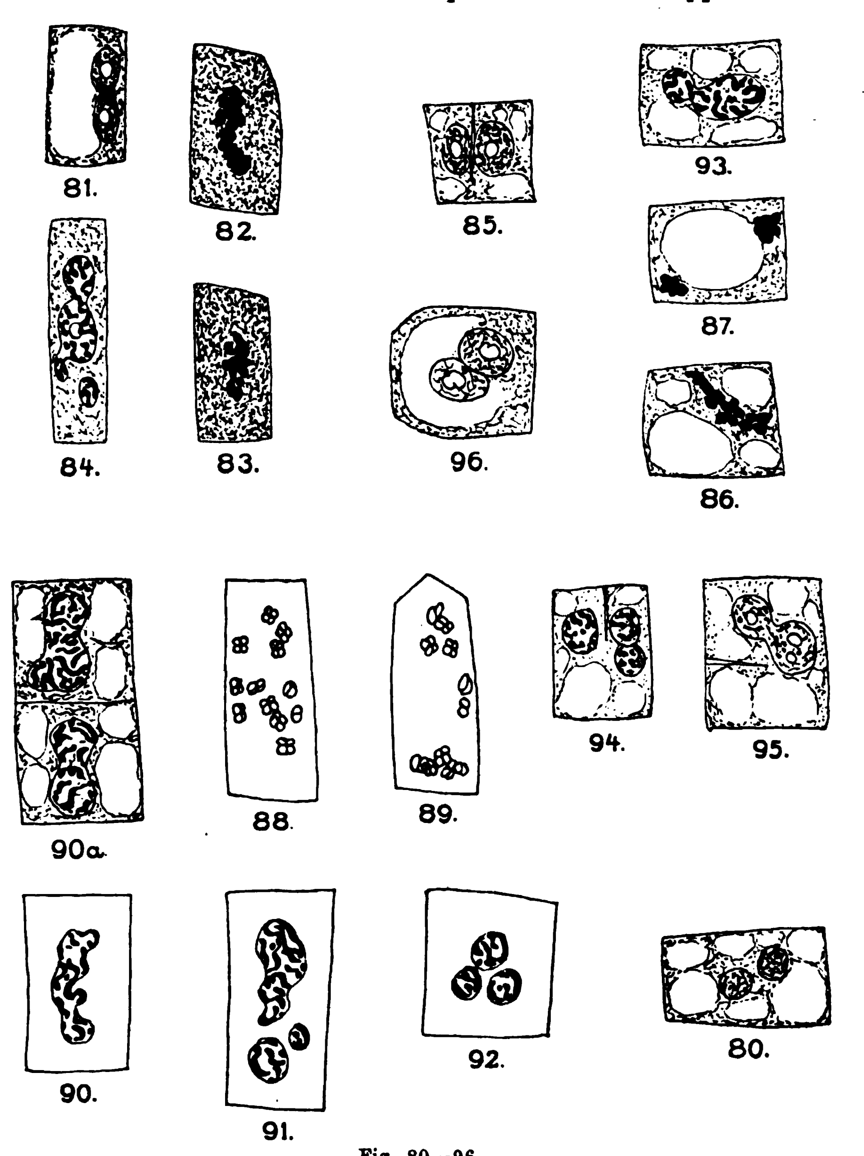


Fig. 80—96.
Zellen aus Wurzelspitzen von *Pisum sativum*, die sich nach der Chloralisirung und nach dem Auswaschen 3 (Fig. 81—85) oder 5 ½ Std. (Fig. 85—96) in Sägespähnen befanden. Fig. 82—83 Dermatogen-, 84, 88, 89 Plerom-, sonst Periblemzellen.

meist recht unregelmässig. Einige bestanden aus einem dichten Knäuel von einfachen Chromosomen, um welche entweder unregel-

mässige hyaline Höfe oder faserige, multipolare Spindelanlagen entwickelt waren. In anderen Fällen, die jedoch am seltensten waren, bildeten die Chromosomen typische Aequatorialplatten. Schliesslich waren die Chromosomen — ohne überhaupt mit irgend welchen achromatischen Differenzirungen in Verbindung zu stehen — in einem unregelmässigen Haufen vertheilt, der meist in der Zelle längsgezogen war (Fig. 86). Es kam jedoch auch vor, dass die Chromosomen mehrere selbstständige Gruppen bildeten, die jedoch von unregelmässig ungleicher Grösse waren. Es schien mir, dass die Vacuolen an dieser Separirung einzelner Chromosomengruppen betheiligt waren. In den Fig. 87—89 sind einige dieser Chromosomengruppen dargestellt. Die Chromosomen selbst sind durch eine Eigenthümlichkeit ausgezeichnet. Es scheint nämlich sehr oft, als ob vier Chromosomen bei einander ständen, als ob Vierergruppen vorliegen würden. Ich bin in Bezug auf die Bedeutung dieser Thatsache bisher nicht zu einem definitiven Resultate gekommen.

Ich fand an allen Schnitten, die ich von drei Wurzelspitzen sorgfältig untersucht habe, bloss eine normale Metakinesis, die jedoch eine sehr schwach entwickelte Verbindungsspindel hatte.

Zweikernige Zellen kommen häufig vor. Die Kerne liegen ausnahmslos einander dicht angedrückt an (Fig. 96), jedoch sind die Kernmembranen an der Berührungsstelle der beiden Kerne ganz gut erhalten. Die Kerne berühren sich auch in Zellen, welche Scheidewandanlagen besitzen.

In drei Wurzelspitzen fand ich sechs eingeschnürte Kerne. In drei Fällen zeigten die Zellen, in welcher diese Kerne lagen, einen deutlichen Rest der Scheidewandanlage (Fig. 95). Von diesen Fällen gilt einerseits dasselbe, was schon oben über einen ähnlichen Kern in Wurzelspitzen, die drei Stunden nach dem Auswaschen fixirt wurden, gesagt wurde; andererseits kann für jene drei Kerne, welche sich in Zellen, die keine Scheidewandanlage enthalten, befinden, mit einigem Recht angenommen werden, dass es durch die Chloralwirkung umgewandelte, ursprüngliche metakinetische Stadien einer normalen kinetischen Theilung sind. Man kann ja in Wurzelspitzen, welche nach einstündiger Chloralisirung fixirt wurden, nicht selten metakinetische Stadien finden, wo die beiden Chromosomengruppen durch eine oder mehrere Chromatinschleifen zusammenhängen (Fig. 77), ähnlich wie wir das auch bei *Vicia* gesehen haben. Aus derartigen Figuren entstehen dann sanduhrförmige Kerne. Es ist wichtig zu bemerken, dass, wenn die dicht an-

einander liegenden Kerne in zweikernigen Zellen durch amitotische Theilung entstanden wären, diese als eine Diatmese zum Vorschein kommen müsste, worauf eben die Form der beiden Kerne hinweist. Dagegen zeigen die eingeschnürten Kerne, welche ich in diesen Wurzelspitzen angetroffen habe, keine scharfe Einschnürung, sondern gelinde Einbuchtungen. Wäre hier eine amitotische Kerntheilung vorhanden, so müssten auch die Scheidewandanlagen während der Theilung entstanden sein. Sie müssten auch während dieser Theilung wachsen, und man könnte doch dann noch spätere Stadien, wo die Scheidewand schon fast fertig ist, antreffen. Das ist nicht der Fall; man trifft immer nur Stadien, wo die Scheidewand höchstens bis zur Mitte der Zelle ragt oder etwa die Hälfte des Zelldurchmessers einnimmt. Zu diesem Umstande werden wir noch zurückkehren. Und noch ein Umstand spricht dafür, dass die Scheidewandanlage in diesen Zellen nicht weiter wächst.

Die Scheidewandanlage zeigt nämlich in ihrer ganzen Ausdehnung dasselbe Verhalten gegen die Fixirungs- und Tinctionsmittel, nichts spricht dafür, dass vielleicht ihre Ränder jünger sind als das Centrum. Man hat daher gar keine Gründe für die Behauptung, dass hier eine Scheidewandbildung vor sich geht, d. h. dass diese Scheidewandanlagen auch weiter wachsen.

Da in diesen, sowie in den drei Stunden nach dem Auswaschen fixirten Wurzelspitzen fast keine eingeschnürten Kerne, aber auch keine amitotischen Theilungen vorkommen, so kann kaum die Rede davon sein, dass die zweikernigen Zellen nach der Chloralisirung durch Theilung eines Kernes entstanden sind. Es ist viel wahrscheinlicher, dass es jene Zellen sind, die bei der Chloralisirung metakinetische oder anaphasische Stadien enthielten, welche durch das Chloral dergestalt betroffen wurden, dass die Scheidewandbildung eingestellt wurde, die Reconstruction des Zellkernes jedoch ungestört vor sich gegangen ist. Einen Beweis dafür werden wir in der Grösse der Scheidewandanlagen finden.

In diesen Wurzelspitzen findet man jedoch noch einen eigenthümlichen Process. Es wurde schon darauf hingewiesen, dass in einigen Zellen merkwürdige Chromosomengruppen vorkommen. Das sind wohl Aequatorialplatten, die durch die Chloralisirung in ihrer weiteren, normalen Entwickelung gehemmt wurden. Dass sie sich nach der Chloralisirung ausgebildet haben, ist nicht möglich, da die Spireme so äusserst spärlich vorkommen und eine Neubildung solcher Gruppen in keinem Falle beobachtet werden konnte. Da-

gegen beobachtet man in Wurzelspitzen, welche 5 $^1/_2$ Stunden nach dem Auswaschen fixirt wurden, ganz deutliche Reconstructionen dieser Chromosomengruppen. Da die Gruppen eine unregelmässige Form haben, so sind auch die aus ihnen entstehenden Kerne zunächst von unregelmässiger Form. Besonders wichtig ist es, dass Anfangsstadien vorhanden sind, wo um die Chromosomengruppen eben eine Kernmembran entstanden ist, und innerhalb dieser noch ganz deutlich die Chromosomen zu sehen sind (Fig. 90—93). Da nun die Chromosomen zuweilen mehrere gesonderte Gruppen bilden, so ist es auch möglich, dass in einer Zelle mehrere Kerne entstehen. Diese sind selten gleich gross, vielmehr können in ihrer Grösse regellose Unterschiede festgestellt werden. Ich sah 2, 3 bis 4 Kerne auf diese Weise in der Zelle entstehen (Fig. 91, 92). Es ist wichtig, zu bemerken, dass diese sonderbaren Kerntheilungen in Zellen vorkommen, welche keine Spur von achromatischen Fasern enthalten. Die auf diese Weise entstandenen Kerne, besonders die grösseren, haben oft eine unregelmässige Gestalt, was mit der unregelmässigen Gestalt der Chromosomengruppen zusammenhängt. Sehr häufig entstehen langgestreckte, eingeschnürte Kerne, wenn mehrere Chromosomengruppen nahe beieinander lagen. Wenn wir nicht eine continuirliche Reihe von unregelmässigen Chromosomengruppen bis zu reconstruirten Kernen von unregelmässiger Gestalt vor sich hätten, könnten wir auch hier an eine eventuelle amitotische Kerntheilung resp. Fragmentation denken. Man muss daher in dieser Hinsicht vorsichtig sein.

5. Weitere Wurzelspitzen dieser Versuchsreihe wurden 20 Stunden nach dem Auswaschen fixirt. Die ruhenden Zellen zeigen auch in diesen Wurzelspitzen weder in dem eigentlichen Wurzelkörper noch in der Wurzelhaube amöbenförmige Kerne. In der Wurzel findet man dagegen schon zahlreiche kinetische Theilungsfiguren von typischem Verhalten — ausgenommen die Chromosomenzahl, worüber noch eingehender berichtet werden wird.

Zweikernige Zellen mit ruhenden Kernen sind hier nicht so häufig wie in den bisher besprochenen Wurzelspitzen. Die ruhenden Kerne liegen dann ausnahmslos einander dicht an. Eingeschnürte Kerne sind ebenfalls ziemlich selten. In zweikernigen Zellen, sowie solchen, die eingeschnürte Kerne enthalten, giebt es oft Scheidewandanlagen, welche jedoch nie breiter sind als etwa die Hälfte des Zelldurchmessers in der Richtung der Scheidewandanlage (Fig. 94). Auffallend ist nun, dass alle Abnormitäten in sehr langen Zellen

vorkommen (Fig. 112). Diese bilden zuweilen Reihen von 3—4 hintereinander liegenden Zellen.

Zweikernige Zellen mit ruhenden Zellkernen kommen vorwiegend in den der Streckungszone nahe liegenden Theilen der Wurzelspitze vor; in den jüngeren Theilen der Wurzelspitze sind dieselben seltener. Hingegen findet man in diesem Theile hier und da in grossen, langen Zellen je einen grossen Kern, der zuweilen eingeschnürt ist und meist schon ein Spirem enthält (Fig. 98, 100, 102). Merkwürdig ist es, dass in manchen Fällen diese Zellen Scheidewandanlagen enthalten (Fig. 99). Wie sind nun derartige lange Zellen mit einem grossen Kerne entstanden? Nach Erwägung aller Umstände, besonders aber bei Berücksichtigung der Thatsache, dass solche Zellen oft Scheidewandanlagen enthalten, komme ich zur Ueberzeugung, dass diese Zellen ursprünglich zweikernig waren, und dass der grosse Kern in ihnen durch Verschmelzung von zwei Kernen entstanden ist. Ich schliesse dies aus folgenden Umständen: In den früher besprochenen Wurzelspitzen von *Pisum* kamen ebenfalls deutlich grössere (längere) Zellen vor, als die normalen meristematischen Nachbarzellen, diese Zellen enthielten entweder zwei Kerne oder irgend welche Stadien der kinetischen Kerntheilung. Auch die so spärlich vorgefundenen, eingeschnürten Kerne befanden sich in grösseren Zellen. Nun haben wir eine continuirliche Reihe feststellen können, die uns zeigt, dass höchst wahrscheinlich in diesen Zellen die normalen kinetischen Theilungen durch die Chloralisirung eingestellt wurden. Ausgeschlossen ist, dass die zwei Kerne in einer Zelle durch amitotische Theilung entstanden sind, denn es fehlen eben in der Reihe die anfänglichen Stadien, nämlich die eingeschnürten Kerne. Diese müssten anfangs häufig sein und erst später sollten die zweikernigen Zellen erscheinen, wogegen man umgekehrt anfangs häufig einander nicht berührende Kerne in einer Zelle findet. Sodann findet man häufig Zellen mit zwei dicht aneinander liegenden Kernen und später erst eingeschnürte Kerne. Was die Scheidewandanlagen betrifft, so müssen dieselben als ein Zeichen der in der Zelle stattgehabten, kinetischen Theilung gelten, was aus nachfolgenden Erwägungen ersichtlich ist.

Bei normalen, kinetischen Theilungen wird bekanntlich die Scheidewand in dem Phragmoplast angelegt. Dieser muss zunächst eine gewisse Breite erreichen, ehe in ihm die Verdickungen der Verbindungsfasern erscheinen. Und noch später erst erscheint im

Phragmoplast eine wirkliche cellulöse Scheidewandanlage. Diese erscheint simultan im Centrum des Phragmoplasten und wächst dann centrifugal an ihren Rändern. Auch die jüngste cellulöse Scheidewandanlage besitzt eine gewisse Ausdehnung, die in der Wurzelspitze kaum einen grösseren Durchmesser hat, als die Hälfte des Zellendurchmessers beträgt. Man trifft in Wurzelspitzen, welche nach einstündiger Chloralisirung fixirt wurden, und in welchen die Verbindungsfasern zu degeneriren beginnen, einerseits eben fertiggestellte Scheidewände, wobei noch wenigstens Reste des Phragmoplasten vorliegen, andererseits einige Stadien der Scheidewandbildung. Da nach der Chloralisirung die Degeneration auch die Verbindungsspindeln trifft, und man aus dem Grade der Degeneration schliessen kann, dass zunächst die Verbindungsspindel ohne Zellplattenanlage, später die Phragmoplaste in der Reihe ihres Alters degeneriren, so ist es begreiflich, warum man später entweder Zellen trifft, die durch vollständige Scheidewände getrennt sind, oder solche, welche den Anfang der cellulösen Scheidewand besitzen. Die älteren Phragmoplaste hatten, da sie widerstandsfähiger waren, Zeit genug, um die Scheidewandbildung zum Abschluss zu bringen. Zellplattenanlagen, welche jünger waren als jene, welche schon cellulöse Scheidewandanlagen besassen, wurden aufgelöst, wofür man alle Uebergangsstadien finden kann. Eine scheinbare Ausnahme bilden Scheidewandanlagen, welche schief (Fig. 98, 106) oder in der Längsrichtung der Wurzelspitze, also periklinal verlaufen und in Zellen vorhanden sind, die länger als breiter sind. Da findet man zunächst unvollendete Scheidewandanlagen, welche aber so breit sind, dass sie zur vollständigen Theilung einer Zelle in der antiklinalen Richtung genügen würden, in der Längsrichtung jedoch die Zelle nicht vollständig zu theilen vermögen. Es ist jedoch ersichtlich, dass dies nicht gegen die obigen Ausführungen spricht, denn in diesen Zellen müsste die der Scheidewandbildung zur Verfügung stehende Zeit viel länger sein, um die Theilung zu vollführen, als in Zellen, deren Scheidewand antiklinal steht. Die vollständige Theilung konnte daher nicht zu Ende gebracht werden. Nun findet man während der ganzen bisher verfolgten Versuchsreihe entweder fertige Scheidewände, oder solche, welche kaum über das Centrum der Zelle hineinragen, jedoch nicht kleiner als etwa $^{2}/_{5}$ des Zellendurchmessers (in der Antiklinalrichtung) sind. Wären diese Scheidewandanlagen nach der Chloralisirung und ohne Vermittelung eines Phragmoplasten entstanden, und sollten sie eine

progressive Entwickelung bis zur vollständigen Zelltheilung zeigen, so müssten kleinere und auch grössere, ausgedehntere Scheidewandanlagen anzutreffen sein. Das ist niemals der Fall, woraus sicher zu folgern ist, dass derartige unvollständige Scheidewandanlagen

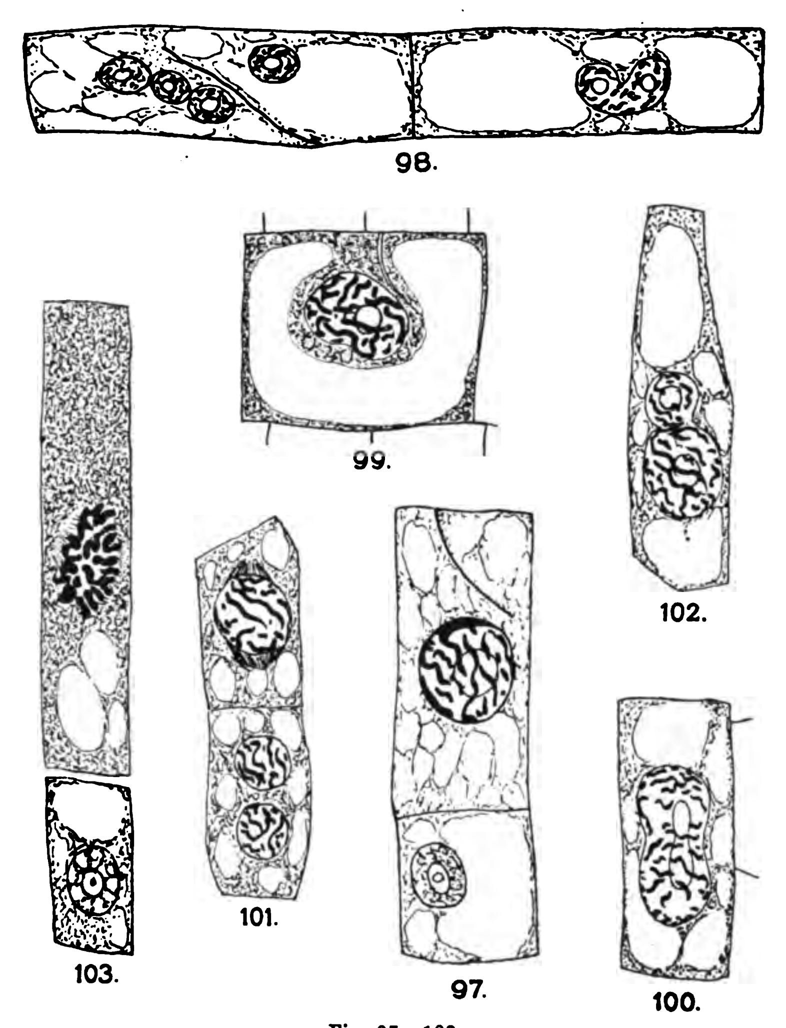


Fig. 97—103.
Zellen aus Wurzelspitzen v. *Pisum sativum*, die sich nach der Chloralisirung u. dem Auswaschen 20 Std. in Sägespähnen befanden. Fig. 103 Plerom-, sonst Periblemzellen.

nicht in progressiver Entwickelung begriffen sind, weiter, dass sie durch Vermittelung eines Phragmoplasten simultan in einer gewissen Ausdehnung entstanden sind. Folglich deuten sie auf eingestellte normale kinetische Theilungen hin.

Daher schliesse ich, dass die grossen Kerne in den langen Zellen durch Verschmelzung von zwei Kernen entstanden sind, wenigstens in jenen Zellen, welche Scheidewandanlagen besitzen (Fig. 97). Man kann übrigens noch Uebergangsstadien finden, wo die langen Zellen eingeschnürte Kerne — neben dem Rest einer Zellplattenanlage — enthalten (Fig. 94). Wenn man diese Fälle (grosser Kern in einer langen Zelle) durch die Einstellung normaler, kinetischer Theilungen und durch die nachfolgenden Veränderungen der Figur mit gutem Recht erklären kann, so wird man dies um so mehr bei langen Zellen mit zwei Kernen thun können. Hier hat man ja eine ganze Reihe von eingestellten Figuren bis zu längeren, zweikernigen Zellen, in welchen sich die Kerne dicht aneinander legen. Dass auch in Zellen, welche unregelmässige, verschiedenfach eingeschnürte Kerne enthalten, an eine amitotische Theilung oder Fragmentation nicht zu denken ist, haben wir schon oben bewiesen. Wir haben also bisher keinen Fall getroffen, wo wir mit Fug und Recht von amitotischen Kerntheilungen in chloralisirten Wurzelspitzen von *Pisum* sprechen könnten.

Wir haben gesehen, dass durch unregelmässige Vertheilung der Chromosomen in mehrere Gruppen in einigen Zellen mehrere (2—4) Kerne von ungleicher Grösse entstehen können. Ich fand nun in Wurzelspitzen, die 20 Stunden nach dem Auswaschen fixirt wurden, keine Spur von derartigen Zellen. Es sei bemerkt, dass sich zwischen jenen unregelmässigen Chromosomengruppen keine Verbindungsspindeln entwickeln, und daher auch gleichzeitig mit der Reconstruction der Kerne hier keine Scheidewände entstehen. Diese entstehen auch kaum im weiteren Verlaufe des Versuches, denn sie müssten sich etwa in der Weise erkennen lassen, wie das bei *Vicia faba* der Fall ist (Fig. 48). Es lässt sich keine Mutterzelle auffinden, die durch mehrere, vielleicht unregelmässig gestellte Scheidewände in kleinere Zellen getheilt wäre, in welchen die Zellen regellose Unterschiede in ihrer Grösse aufweisen würden. Ich schliesse daher, dass die Kerne miteinander verschmolzen sind. Wir kommen auch hier zum Resultate, dass in einigen Zellen Kernverschmelzungen angenommen werden müssen.

Merkwürdige Resultate haben Untersuchungen der Kerntheilungen in den oben erwähnten, längeren Zellen ergeben. Der Umstand, dass diese Zellen auffallend länger sind als die Nachbarzellen, lässt sich leicht erklären. Erstens ist es höchst wahrscheinlich, dass diese Zellen Theilungsfiguren enthielten, welche

durch das Chloral afficirt wurden. Sie entsprechen daher Zellen mit zwei Tochterkernen, und schon aus diesem Grunde werden sie länger sein, als diejenigen Nachbarzellen, welche sich bei dem Chloralisiren nicht im Theilungsstadium befanden.

Werden die Wurzelspitzen in normale Verhältnisse versetzt, so beginnen in den längeren Zellen die Theilungen später als in ihren Nachbarzellen, was noch besonders aus der nachfolgenden

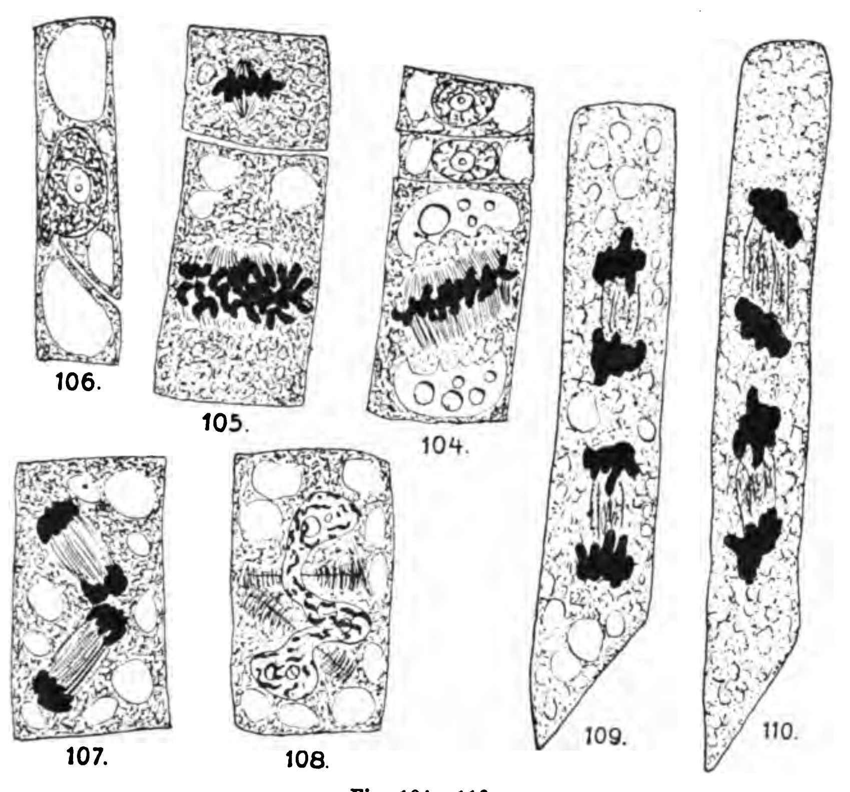


Fig. 104—110.
Wie Fig. 97—103. Fig. 104, 105, 107, 108 Dermatogen-, Fig. 106, 109, 110 Pleromzellen.

Versuchsreihe erhellen wird. Sie halten mit dem Wachsthum der normalen Zellen Schritt und erscheinen daher später als ziemlich lange, schlauchförmige Zellen (Fig. 109—112). Die Länge dieser Zellen ist ein weiteres Argument gegen die Auffassung, dass in denselben Amitosen vor sich gehen. Man beobachtet nämlich dicht aneinander gelegte Kerne in zweikernigen Zellen schon zu einer Zeit, wo kinetische Theilungen in der Wurzel überhaupt noch nicht

vor sich gehen. Es ist nicht zu erwarten, dass die auf Amitose hinzielenden Figuren bloss in längeren oder sogar auffallend langen Zellen vorkommen werden, im Gegentheil, es wäre wahrscheinlich, dass diese Zellen vor der Vollendung der Scheidewand nicht viel länger als die Nachbarzellen sein werden. Nach vollzogener Scheidewandbildung müssten die so entstandenen Tochterzellen auffallend kürzer sein als die Nachbarzellen, welche wachsen, ohne sich zu theilen. Man beobachtet jedoch gerade das Gegentheil. Es wird daher auch die umgekehrte Erklärung wahrscheinlicher sein als die, dass es sich um Amitose mit einer Scheidewandbildung handelt.

In Wurzelspitzen, die 20 Stunden nach dem Auswaschen fixirt wurden, findet man in zahlreichen langen, oft schlauchförmigen Zellen Kerntheilungen. In einkernigen langen Zellen beobachtete ich alle Stadien der karyokinetischen Theilung. Dieselben waren in diesen Wurzelspitzen immer normal. In einem Falle beobachtete ich eine multipolare Spindelanlage, in anderen Fällen jedoch eine normale bipolare (Fig. 101). Schon beim ersten Anblick der Aequatorialplatte bemerkt man, dass sie viel grösser ist und durch eine viel grössere Zahl von Chromosomen gebildet wird, als in normalen Zellen (Fig. 103—105). Ich zählte in normalen Zellen 14 Chromosomen, die, wie man sich bei Betrachtung der Aequatorialplatte von oben überzeugen kann, in der ganzen Ausdehnung des Aequators nicht allzu regelmässig vertheilt sind (Fig. 123, 124). Daher ist es nicht möglich, bei einer Seitenansicht die Zahl der Chromosomen für irgend eine Aequatorialplatte sicher anzugeben. Hingegen ist das bei Betrachtung derselben von oben nicht schwierig. Und da zählte ich in normalen Platten, wie schon hervorgehoben, 14 Chromosomen, in den grossen Platten jedoch 28 Chromosomen. Dass solche bloss in den langen Zellen vorkommen, lässt sich auf Längsschnitten durch die Wurzeln constatiren. Auch auf diesen liessen sich übrigens zuweilen die Chromosomen ganz gut zählen, wenn die Aequatorialplatten schief standen (Fig. 103). Da in solchen Zellen auch Reste der Scheidewandanlage vorkommen, so ist kaum daran zu zweifeln, dass in diesen Zellen eine Kernverschmelzung vor sich gegangen ist, und dass die doppelte Chromosomenzahl eine Folge dieser Verschmelzung ist. In normalen Zellen konnte ich nie mehr als 14 Chromosomen zählen. Uebrigens ist ja auch sonst im Pflanzenreiche die Verdoppelung der Chromosomenzahl Folge einer vorhergegangenen Verschmelzung von zwei

Kernen, und man könnte in umgekehrter Schlussfolgerung aus der doppelten Chromosomenzahl bei der Theilungsfigur, die in einer langen Zelle vorkommt, auf eine vorausgegangene Kernverschmelzung

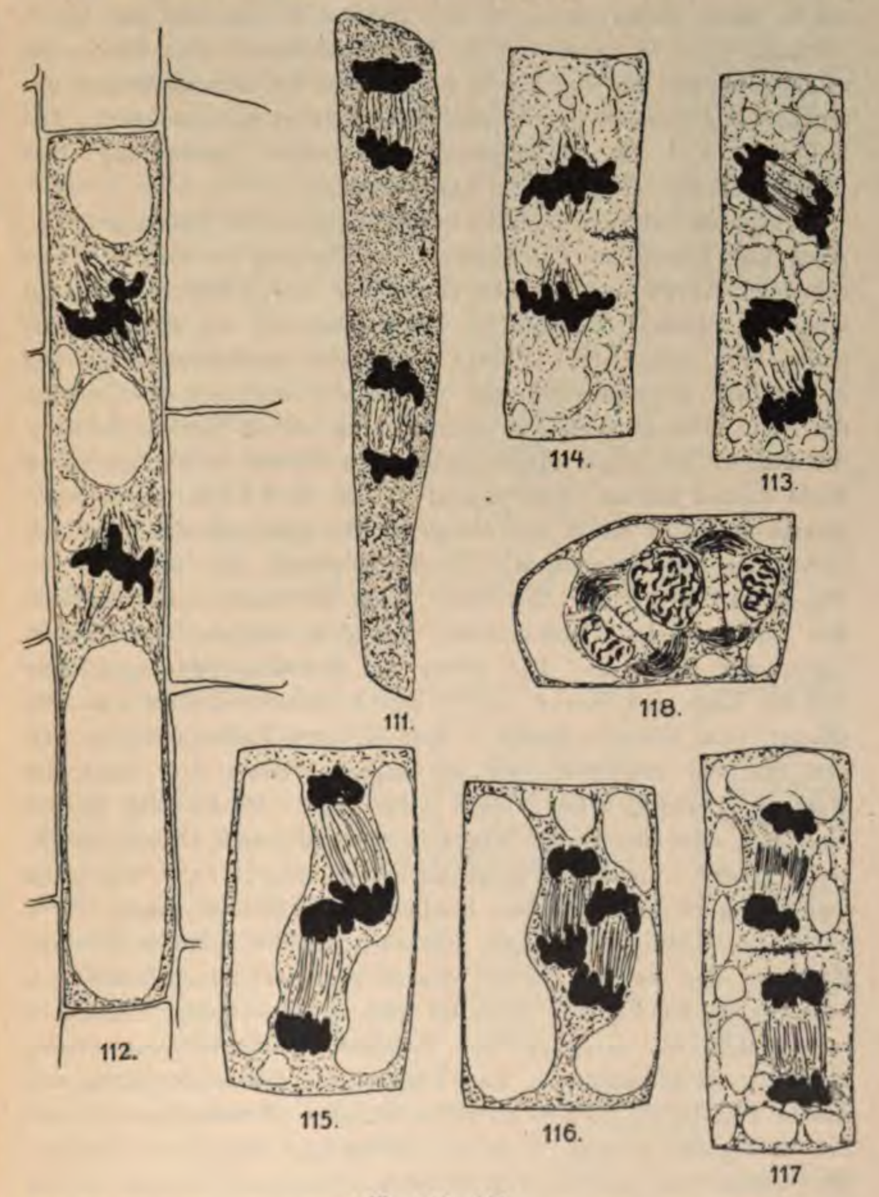


Fig. 111—118.
Wie Fig. 104—110. Fig. 111 Pleromzelle, sonst Periblemzellen. Fig. 112 stärker vergrössert, als die übrigen Figuren.

vor sich gehen. Es ist nicht zu erwarten, dass die auf Amitose hinzielenden Figuren bloss in längeren oder sogar auffallend langen Zellen vorkommen werden, im Gegentheil, es wäre wahrscheinlich, dass diese Zellen vor der Vollendung der Scheidewand nicht viel länger als die Nachbarzellen sein werden. Nach vollzogener Scheidewandbildung müssten die so entstandenen Tochterzellen auffallend kürzer sein als die Nachbarzellen, welche wachsen, ohne sich zu theilen. Man beobachtet jedoch gerade das Gegentheil. Es wird daher auch die umgekehrte Erklärung wahrscheinlicher sein als die, dass es sich um Amitose mit einer Scheidewandbildung handelt.

In Wurzelspitzen, die 20 Stunden nach dem Auswaschen fixirt wurden, findet man in zahlreichen langen, oft schlauchförmigen Zellen Kerntheilungen. In einkernigen langen Zellen beobachtete ich alle Stadien der karyokinetischen Theilung. Dieselben waren in diesen Wurzelspitzen immer normal. In einem Falle beobachtete ich eine multipolare Spindelanlage, in anderen Fällen jedoch eine normale bipolare (Fig. 101). Schon beim ersten Anblick der Aequatorialplatte bemerkt man, dass sie viel grösser ist und durch eine viel grössere Zahl von Chromosomen gebildet wird, als in normalen Zellen (Fig. 103—105). Ich zählte in normalen Zellen 14 Chromosomen, die, wie man sich bei Betrachtung der Aequatorialplatte von oben überzeugen kann, in der ganzen Ausdehnung des Aequators nicht allzu regelmässig vertheilt sind (Fig. 123, 124). Daher ist es nicht möglich, bei einer Seitenansicht die Zahl der Chromosomen für irgend eine Aequatorialplatte sicher anzugeben. Hingegen ist das bei Betrachtung derselben von oben nicht schwierig. Und da zählte ich in normalen Platten, wie schon hervorgehoben, 14 Chromosomen, in den grossen Platten jedoch 28 Chromosomen. Dass solche bloss in den langen Zellen vorkommen, lässt sich auf Längsschnitten durch die Wurzeln constatiren. Auch auf diesen liessen sich übrigens zuweilen die Chromosomen ganz gut zählen, wenn die Aequatorialplatten schief standen (Fig. 103). Da in solchen Zellen auch Reste der Scheidewandanlage vorkommen, so ist kaum daran zu zweifeln, dass in diesen Zellen eine Kernverschmelzung vor sich gegangen ist, und dass die doppelte Chromosomenzahl eine Folge dieser Verschmelzung ist. In normalen Zellen konnte ich nie mehr als 14 Chromosomen zählen. Uebrigens ist ja auch sonst im Pflanzenreiche die Verdoppelung der Chromosomenzahl Folge einer vorhergegangenen Verschmelzung von zwei

Kernen, und man könnte in umgekehrter Schlussfolgerung aus der doppelten Chromosomenzahl bei der Theilungsfigur, die in einer langen Zelle vorkommt, auf eine vorausgegangene Kernverschmelzung

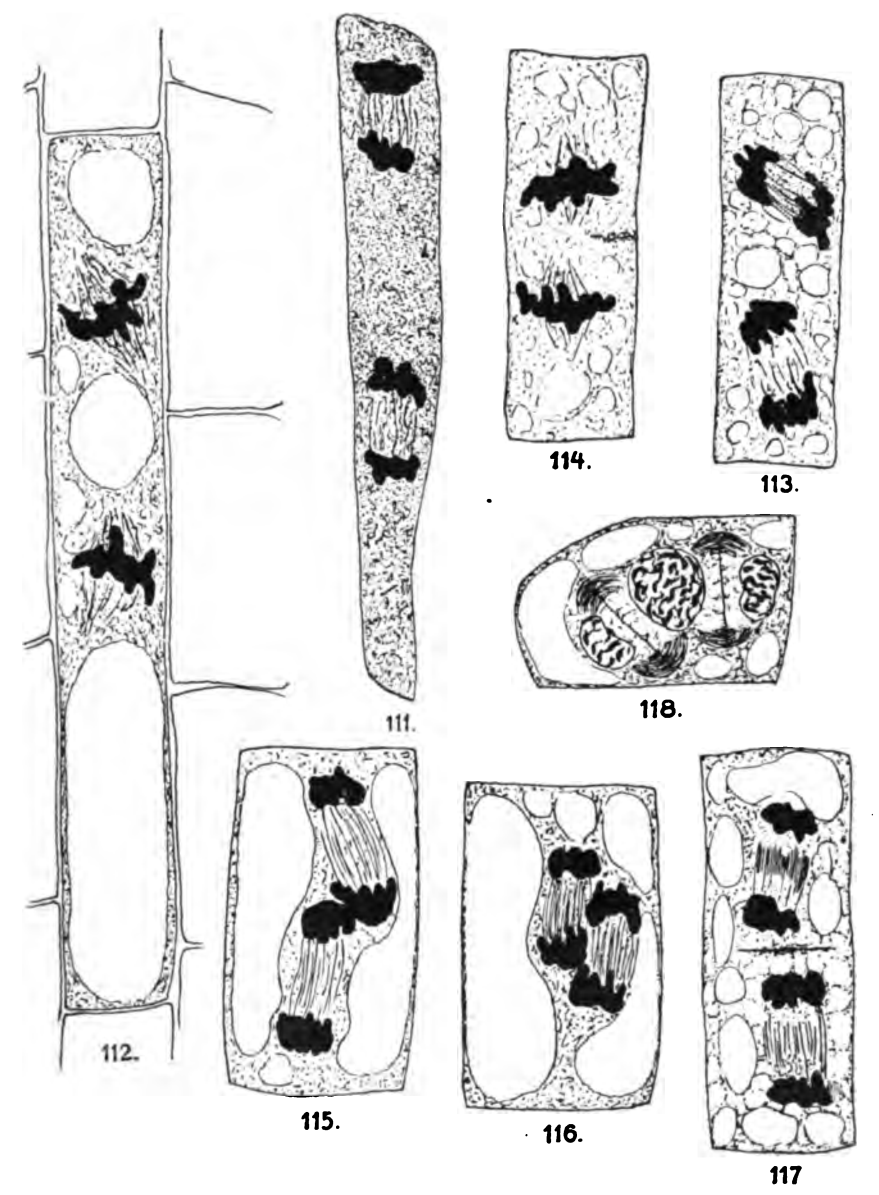


Fig. 111—118.
Wie Fig. 104—110. Fig. 111 Pleromzelle, sonst Periblemzellen. Fig. 112 stärker vergrössert, als die übrigen Figuren.

schliessen. Sonst geht die Trennung der Chromosomen und die Metakinesis normal vor sich. Die Figuren stehen jedoch zuweilen schief, besonders wenn die Zelle schmal ist, und die Aequatorialplatte nicht Raum genug findet zur Ausbreitung in der Querrichtung. Die Gruppen der Tochterchromosomen sind dann auch schief orientirt, und die Kerne können bei der Reconstruction unregelmässige Formen (häufig sind sie nierenförmig) annehmen. Die Zellplatte und die Scheidewand wird unter Vermittelung eines Phragmoplasten angelegt und ausgebildet.

Aber es kommen auch in zweikernigen Zellen Theilungen vor. Auch hier konnte ich alle Stadien der Theilung beobachten. Die ruhenden Kerne liegen dicht aneinander angedrückt. Wenn in ihnen ein Spirem entwickelt ist, so weichen sie ein wenig auseinander (Fig. 101). Sie nehmen eine ganz gesetzmässige Stellung in der Zelle an, und zwar etwa eine solche, dass sich das Centrum der Zelle etwa in der Mitte zwischen den beiden Kernen befindet. Ausnahmen von dieser Regel giebt es in Zellen, welche an einem Ende dünner als am anderen sind oder in einer Hälfte mehr Protoplasma enthalten als in der anderen. Die gesetzmässige Lage behalten im ganzen auch die Theilungsfiguren, wie das aus den Fig. 109—117 erhellt. Es scheint, dass die Kerne und Figuren in das Centrum der Plasmamassen gebracht werden, sich jedoch gegenseitig abstossen. Die Reste der Scheidewandanlagen üben auf die Lage der Kerne resp. Figuren keinen Einfluss aus. Es scheint, dass sich die Kerne in den kürzeren Zellen nicht so weit von einander entfernen, wie in längeren, daher hier auch die Figuren einander näher stehen (Fig. 115). Merkwürdig ist der Umstand, dass die beiden Kerne in der Zelle sich absolut gleichzeitig theilen. In allen Fällen, die ich untersucht habe, waren die beiden Figuren in demselben Stadium. Die Spindelanlagen waren ganz selbstständig (Fig. 114), ebenso auch die späteren Stadien. Zwischen den beiden Figuren traten nie Verbindungsfasern auf, auch wenn die Figuren einander ganz nahe standen. Ebenfalls waren auch die Gruppen der Tochterchromosomen der beiden Figuren ganz selbstständig, auch wenn sie nebeneinander lagen, wie das in Fig. 107, 115, 116 zu sehen ist. Die Chromosomenzahl war in den Figuren normal, d. h. sie betrug 14. Bei diesen Theilungen beobachtete ich bis zur Anaphasis keine Abnormität. Dass jedoch in Theilungen, welche sich in zweikernigen Zellen früher abgespielt haben, unregelmässige metakinetische Stadien vor-

gekommen sind, beweisen die Fig. 98 und 108. Dies waren jedoch die einzigen zwei Figuren, welche ich in fünf Wurzelspitzen aufgefunden habe, und welche auf eine unregelmässige Vertheilung der Chromosomen hindeuten. Sonst ging die Vertheilung der Chromosomen normal vor sich (Fig. 109—111, 115—117). Wenn die Gruppen der Tochterchromosomen nicht nebeneinander liegen, so reconstruiren sich normal alle vier Kerne (Fig. 120, 121). Verbindungsspindeln werden bloss zwischen den beiden zu einander gehörigen Tochterkernanlagen gebildet, wie das deutlich aus den Fig. 117, 120, 122 erhellt. Daher werden auch bloss zwei Phragmoplaste und in diesen zwei Zellplatten und schliesslich zwei Scheidewände gebildet. Die Mutterzelle wird daher in drei Zellen getheilt, von denen die mittlere, wenn die Figuren von einander genügend entfernt waren, zwei Kerne enthält, die übrigen zwei jedoch je einen Kern.

In langen, schlauchförmigen Zellen stehen die beiden Figuren annähernd in der Längsachse der Zellen (Fig. 109—111), in kürzeren können sie schief zu einander orientirt sein (Fig. 107, 113) oder auch theilweise nebeneinander stehen (Fig. 115, 116). Es ist daher auch begreiflich, dass die drei Zellen eine verschiedene Grösse haben können: meist sind die Endzellen kleiner, zuweilen jedoch auch grösser als die mittlere Zelle. Auch die Scheidewände können

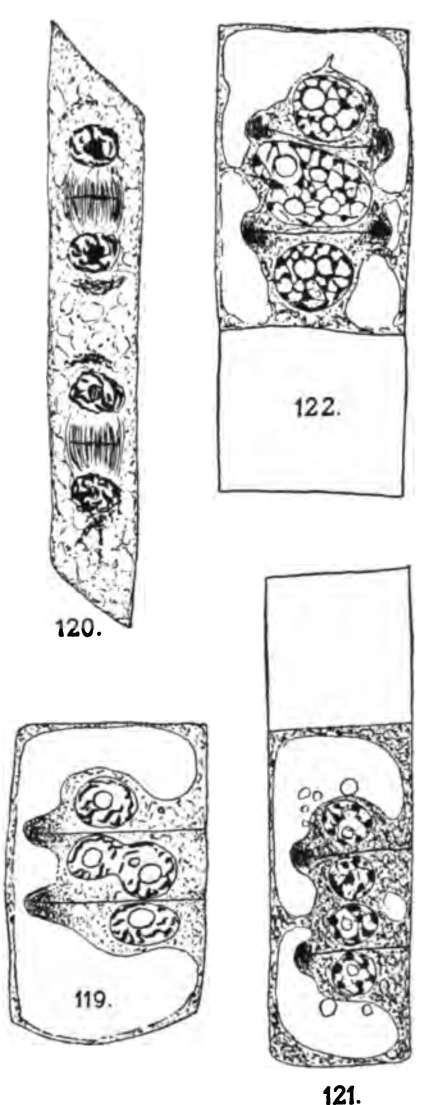


Fig. 119—122.
Wie Fig. 104—110. Fig. 120 eine Pleromzelle, sonst Periblemzellen.

entweder senkrecht oder schief auf der Längsachse der Zelle stehen. In solchen Fällen, wo die Figuren einander recht nahe stehen, reconstruiren sich die zwei nebeneinander liegenden Tochterkernanlagen der mittleren Zelle zu einem einzigen Kern. Die Chromosomengruppen waren immer selbstständig (Fig. 107, 115), sodass die Verschmelzung der Kernanlagen erst während der Reconstruction der Zellkerne vor sich gehen konnte. Der reconstruirte, durch Verschmelzung von zwei Kernanlagen entstandene Kern ist viel grösser, als die zwei übrigen, einfachen Kerne (Fig. 118, 119, 122). Man bekommt dann ganz auffallende Figuren, wo in einer Zelle zwei kleine Kerne sich befinden und zwischen diesen ein grosser Kern,

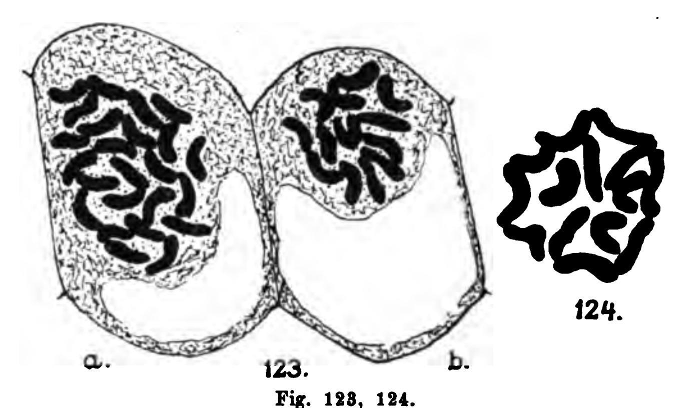


Fig. 123, 124.
Aus Querschnitten durch Wurzeln von *Pisum sativum*, welche sich nach der Chloralisirung und dem Auswaschen 20 Std. in Sägespähnen befanden. Fig. 124 und 123b normale Aequatorialplatte von der Fläche gesehen, Fig. 123a eine doppelwerthige Aequatorialplatte (Reichert, Hom.-Imm. $^{1}/_{18}$, Comp.-Ocul. 8).

welcher zu beiden Seiten in Verbindung mit einem Phragmoplasten steht (Fig. 118). Wo hingegen in sehr langen, schlauchförmigen Zellen eine mittlere Zelle mit zwei kleinen (normalen) Kernen entsteht, bildet sich in dem eben besprochenen Fall eine mittlere, mit einem recht grossen Kern versehene Zelle. Die zwei Scheidewände, welche in den langen Mutterzellen entstehen, verlaufen entweder parallel miteinander, senkrecht auf die Längsachse der Zelle (Fig. 119), oder sind schief gegeneinander orientirt (Fig. 118).

6. Andere Wurzelspitzen wurden 27 Stunden nach dem Auswaschen fixirt. Sie boten ein fast normales Aussehen dar und enthielten zahlreiche typische, kinetische Theilungsfiguren in allen Stadien, welche etwa 14 Chromosomen (sicher nicht mehr) besassen. Hier und da gab es aber noch Theilungen mit doppelter Chromo-

somenzahl. Doch waren derartige Figuren recht selten. Zweikernige Zellen waren äusserst selten. Ihre Kerne waren meist ruhend und lagen einander dicht an. Diese Zellen waren nicht beträchtlich grösser als normale, einkernige Zellen. Da wir früher zwei Kerne in so kleinen Zellen nie fanden, so können diese zweikernigen Zellen nicht jene sein, die wir in den vorhin beschriebenen Wurzelspitzen gefunden haben. Wir haben aber auch keine eingeschnürten Kerne in typischen (rel. kurzen) Zellen gesehen, woraus man vielleicht hätte schliessen können, dass die Kerne durch amitotische Theilung entstanden seien, und da es auch keine kinetischen Theilungen ohne Phragmoplaste gab, so handelt es sich hier höchst wahrscheinlich um zweikernige Zellen, welche durch die in zweikernigen, grossen Zellen vor sich gegangene Theilung entstanden sind. Denn bei dieser kann unter bestimmten Umständen eine mittlere zweikernige Zelle entstehen. Da jedoch die Theilungen, wo in einer Zelle sich zwei Figuren befanden, viel häufiger waren, als jetzt die zweikernigen Zellen, und zwischen den zwei Kernen der mittleren Zelle nicht Phragmoplasten entstehen, sind diese zweikernigen Zellen meist wohl durch Kernverschmelzung einkernig geworden. Wir nehmen hier also eine Verschmelzung von Enkelkernen an, wie wir eine solche von Enkelkernanlagen direct constatiren konnten. Ich fand in drei von mir eingehend in allen Schnitten untersuchten Wurzelspitzen bloss drei Zellen mit je zwei kinetischen Kerntheilungsfiguren, wogegen in den vorhin beschriebenen Wurzelspitzen auf jedem Schnitt wenigstens eine solche Zelle zu finden war.

Grosse, lange Zellen sind in diesen Wurzelspitzen ziemlich selten, und sie sind nicht so auffallend lang, wie in den 20 Stunden nach dem Auswaschen fixirten chloralisirten Wurzelspitzen. Dieselben enthielten durchwegs einen einzigen grossen Kern, welcher jedoch meist längsgestreckt oder noch eingeschnürt, sanduhrförmig war. Fast alle enthielten Spireme und einige auch bipolare Spindelanlagen. Die Theilungsfiguren dieser Zellen boten in einigen schmalen Zellen unregelmässige Aequatorialplatten (Fig. 128, 129), welche Unregelmässigkeiten wohl durch die Raumverhältnisse verursacht wurden. Auch eine unregelmässige Metakinesis traf ich (Fig. 127), und es wäre möglich, dass einige in ungleich grosse Zellen getheilte Mutterzellen — wobei die Tochterzellen auch ungleich grosse Kerne enthielten (Fig. 126) — auf solche unregelmässige Theilungen in grossen, aber schmalen Zellen mit grossen Aequatorial-

platten, die im Querdurchmesser der Zelle nicht Platz genug finden konnten, zurückzuführen sind. Die Theilungsfiguren in diesen grossen Zellen wiesen viel mehr als 14 Chromosomen auf (Fig. 127 bis 129), und es liess sich auf eine etwa doppelte Chromosomenzahl — den typischen Theilungen gegenüber — schliessen.

Es ist jedoch auffallend, dass diese Wurzelspitzen ziemlich spärliche Zellen mit einem grossen Kern und einer eine doppelte Chromosomenzahl aufweisenden Figur enthalten. Wir haben ja früher viel mehr solche Figuren gesehen; es wäre zu erwarten, dass nach 7 Stunden diese Fälle noch zahlreicher sein würden. Wir werden auf diese Abnahme der Theilungsfiguren mit doppelter Chromosomenzahl noch zu sprechen kommen.

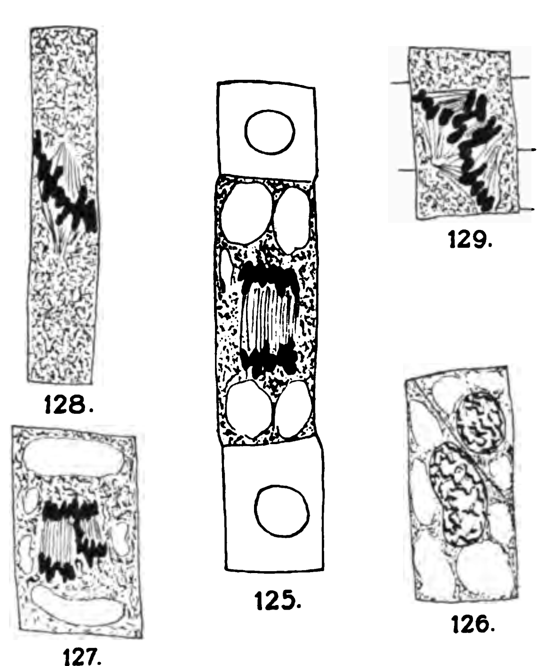


Fig. 125—129.
Aus Wurzelspitzen von *Pisum sativum*, welche nach der Chloralisirung und dem Auswaschen 27 Std. lang in Sägespähnen sich befanden. Fig. 125 u. 129 Periblemzellen, Fig. 127 Dermatogenzelle, Fig. 128 äussere Haubenzelle.

Ich habe in einer ziemlich grossen Zelle, in welcher wir entweder zwei Theilungsfiguren oder eine mit doppelter Chromosomenzahl erwarten durften, eine einzige, normale Theilungsfigur mit der typischen Chromosomenzahl beobachtet (Fig. 125). Es ist zwar schwierig, auf einen Fall eine kategorische Behauptung aufzustellen, aber mir scheint es möglich zu sein, dass in dieser Zelle eine Reduction der Chromosomenzahl vor sich gegangen ist.

7. In dieser Versuchsserie wurden schliesslich chloralisirte Wurzelspitzen 41 Stunden nach dem Auswaschen fixirt. Dieselben wiesen fast normale Verhältnisse auf. Sie enthielten zahlreiche kinetische Figuren in allen Stadien, an welchen ich keine Abnormitäten gesehen habe. Die von mir untersuchten Wurzelspitzen

besassen sehr spärliche, auffallend lange Zellen, welche jedoch nie zwei Kerne enthielten. Die Zahl der Chromosomen war in allen Theilungsfiguren normal; sie betrug nämlich etwa 14. Ich untersuchte die Wurzelspitzen in einer Länge von 12 mm, sie enthielten jedoch ausser den langen Zellen, welche sehr spärlich vorkamen und ruhende Kerne besassen, kein Anzeichen der vorausgegangenen Chloralisirung.

Die chloralisirten und dann unter normalen Verhältnissen weiter kultivirten Wurzeln zeigen auch sehr hübsch die Einwirkung des Chlorals auf das Wachsthum der Wurzel. Dasselbe wird nämlich zunächst stark herabgesetzt und steigt erst etwa im Verlaufe von 60 Stunden auf die normale Höhe. Ausserdem erscheint während der ersten 24 Stunden nach der Chloralisirung die Streckungszone der Wurzelspitze bedeutend verdickt (Fig. 130a), welche Verdickung jedoch allmählich in den neuen Zuwachszonen verloren geht (Fig. 130b), so dass die Wurzelspitze nach 48—60 Stunden ihre normale Dicke wieder erreicht. Aehnlich wirken auch Aether-, Benzin-, Benzol- und Alkoholdämpfe, ja auch eine genügend starke Lösung von NaCl[1]). Diese Verdickung erinnert wohl an jene Modification des Wachsthums, welche durch verunreinigte Luft an den Stengeln einiger Keimpflanzen verursacht wird[2]).

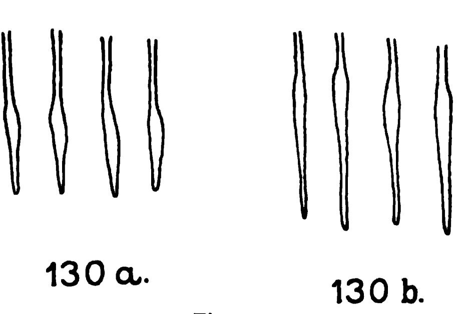


Fig. 130.
Wurzelspitzen von *Pisum sativum*, 130a 24 Std., 130b 48 Std. nach dem Chloralisiren (³/₁).

IV.

Ich habe im Anschluss an die zweite, im Cap. II geschilderte Versuchsreihe mit Seitenwurzeln von *Vicia faba* einen ganz parallelen Versuch mit *Allium cepa* angestellt. Alle Wurzeln stammten von

1) Hierüber wird ein eingehenderer Bericht demnächst erscheinen.

2) O. Richter, Pflanzenwachsthum und Laboratoriumsluft. Ber. d. Deutsch. botan. Ges., 1903. — Es ist übrigens zu bemerken, dass auch mechanische Hemmungen des Längenwachsthums ein übermässiges Dickenwachsthum des betreffenden Organes auslösen können. So berichtet Vöchting, dass man bei dem Mohn ein Dickerwerden der Blüthenstiele durch jede Hemmung des Längenwachsthums derselben hervorrufen kann (Die Bew. d. Blüthen und Früchte, Bonn, 1882, p. 124).

einer kräftigen Zwiebel her und waren im Dunkeln in Wasser erwachsen. Sie waren 3—6 cm lang, wurden auf eine Stunde in 0,75% Chloralhydrat von 21° C. gesetzt, hierauf in Wasser von etwa derselben Temperatur eine Stunde lang gewaschen und dann wieder in Wasser weiterwachsen gelassen.

1. Wurzelspitzen, welche 1 Stunde lang chloralisirt und hierauf sofort fixirt wurden, besitzen ruhende Kerne, welche schwach buchtig, an verschiedenen Stellen schwach eingeschnürt sind. Diese Einschnürungen stehen in gar keiner Beziehung zur Anzahl, Grösse, Form und Lage der Nucleolen. In Fig. 134, 135 sind die Umrisse derartiger Kerne sowie ihre Nucleolen dargestellt. Die mitotischen Theilungsfiguren sind dadurch ausgezeichnet, dass ihre achromatischen Bestandtheile entweder völlig degenerirt oder nur schwach ausgebildet sind. Einige Aequatorialplatten haben normal angeordnete Chromosomen, die Spindel ist jedoch sehr schwach entwickelt. In anderen Fällen ist die Spindel ganz verschwunden, die Chromosomen sind nicht mehr regelmässig angeordnet (Fig. 132). Die metakinetischen Stadien zeigen ebenfalls meist keine Spindel oder eine bloss ganz schwach entwickelte. Es lässt sich in einigen Fällen zwischen den beiden Chromosomengruppen ein dichtes Plasma feststellen, welches durch Umwandlung der Spindelfasern entstanden sein dürfte (Fig. 133). Hingegen waren in Stadien, welche den allerersten Anfang der Zellplattenbildung zeigen, die Fasern des Phragmoplasten ganz gut erhalten. Die Fasern verlaufen bis zu den Kernen. Hingegen ist bei anderen Figuren, wo schon die Scheidewand angelegt ist, und die Fasern unter normalen Verhältnissen bloss an deren Rand entwickelt sind, an diesem ein dichtes Plasma vorhanden, welches aber eine deutliche Streifung erkennen lässt. Die Fasern sind jedoch ganz kurz und reichen bei weitem nicht bis zu den Kernen (Fig. 131). Bei schwacher Vergrösserung machen diese Fäserchen den Eindruck einer nucleolenähnlichen Substanz. Bei stärkerer Vergrösserung lässt sich jedoch ihre faserige Structur leicht erkennen.

2. Die eine Stunde lang chloralisirten Wurzeln wurden dann eine Stunde lang im Leitungswasser gewaschen und einige nach dem Waschen fixirt. Der Einfluss der Chloralisirung äussert sich in diesen Wurzelspitzen noch deutlicher als bei den sofort nach dem Chloral fixirten. Die Kerne sind jedoch meist von regelmässiger, typischer Form. Die achromatischen Spindeln sind verschwunden, bloss an den Rändern der — jetzt recht spärlich vorkommenden —

Scheidewandanlagen giebt es die kleinen dichten Fasergruppen (Fig. 139). Da es sonst keine unfertigen Scheidewandanlagen giebt, so muss geschlossen werden, dass trotz der in anderen Stadien fortschreitenden Degeneration der Spindelfasern, die Phragmoplaste

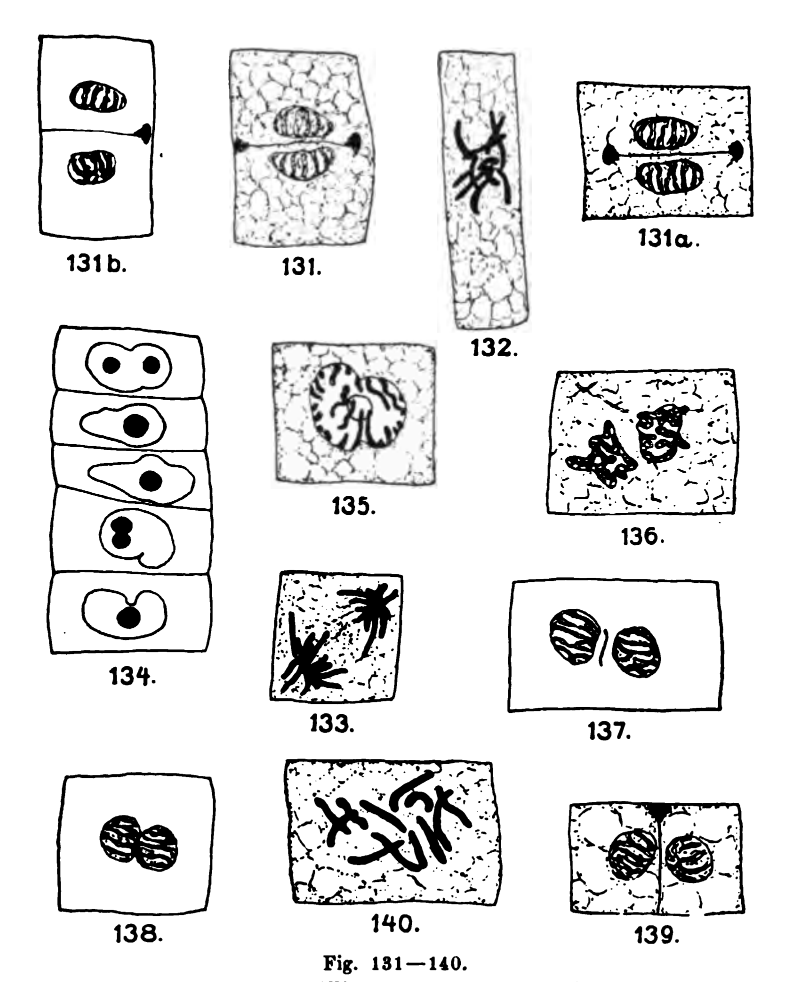


Fig. 131—140.

Zellen aus Wurzelspitzen von *Allium cepa*, die mit 0,75 % Chloralhydrat behandelt und hierauf entweder sofort (Fig. 131—135) oder erst nach einem einstündigen Auswaschen (Fig. 136—140) fixirt wurden. Fig. 132 Plerom-, Fig. 139 Endodermiszelle, sonst Periblemzellen.

wenigstens in einem Theile erhalten bleiben, und die Scheidewände meist vollendet werden. Die Phragmoplaste widerstehen daher am längsten der Einwirkung des Chloralhydrats. Denn in anderen Theilungsfiguren giebt es keine Spur mehr von einer achromatischen

Spindel. Bei einigen vollendeten metakinetischen Stadien reconstruiren sich aus den beiden Chromosomengruppen Tochterkerne von unregelmässiger Form (Fig. 136); in anderen Fällen giebt es in der Zelle zwei sternförmige Chromosomengruppen ohne Spur von einer Verbindungsspindel, wobei die beiden Gruppen zuweilen einander sehr genähert sind. Die beiden Gruppen können durch Chromatinschleifen verbunden sein. In anderen Fällen findet man Chromosomen in ganz unregelmässigen Haufen, die wohl umgeänderte Aequatorialplatten sind (Fig. 140). Die äusserst spärlich vorkommenden Spireme haben keine Polkappen. Zweikernige Zellen sind selten (Fig. 137, 138) und deuten auf eine unlängst stattgefundene Reconstruction hin.

3. Die chloralisirten und ausgewaschenen Wurzeln wurden dann in verschiedenen Intervallen fixirt. Zunächst 5 Stunden nach dem Auswaschen. Diese Wurzelspitzen zeigen ruhende Kerne von normaler Form. Sie besitzen zahlreiche Spireme, welche jedoch keine Polkappen, die bekanntlich die ersten Spindelanlagen in vegetativen Zellen vorstellen, besitzen. Es sind in allen Stadien der mitotischen Theilung achromatische Spindeln entwickelt, obschon sie ein wenig faserärmer sind als unter normalen Verhältnissen. Alle diese Stadien sind von typischer Form. Bloss die sich reconstruirenden Tochterkerne sind amöboid oder überhaupt abnorm gestaltet. Es giebt sehr wenige zweikernige Zellen, dieselben besitzen nie Spindelanlagen, und die beiden Kerne sind vollkommen selbstständig, obschon sie nahe aneinander liegen können.

Aus den unregelmässigen Chromosomengruppen, welche vorhin beschrieben wurden, reconstruiren sich hier und da Kerne. Jedoch bilden sich immer mehrere Kerne von ungleicher Grösse, zwischen welchen sich auch Phragmoplaste entwickeln. Derartige Stadien sind jedoch überaus selten. Zahlreicher sind Mutterzellen von normaler Form, welche durch unregelmässig verlaufende Scheidewände in mehrere, 3—6 Tochterzellen getheilt sind. Diese besitzen kleine Kerne. Es sind diese Theilungen wohl aus den unregelmässigen Chromosomengruppen entstanden, welche wir in Wurzelspitzen gefunden haben, die nach der Chloralisirung und einstündigem Auswaschen fixirt wurden. Einige derartige Fälle sind in den Fig. 146, 142—145, 153—155 dargestellt. Die Kerne sind zuweilen von ganz unregelmässiger Form und dann in geringerer Anzahl vorhanden. Zuweilen giebt es mehrere Kerne (2—3) in einer Zelle. Es liegen hier wahrhafte Zwergzellen und Zwergkerne

vor. Dieselben sind durch eine simultane Theilung eines Mutterkernes und einer Mutterzelle in mehrere Theile entstanden. Wir

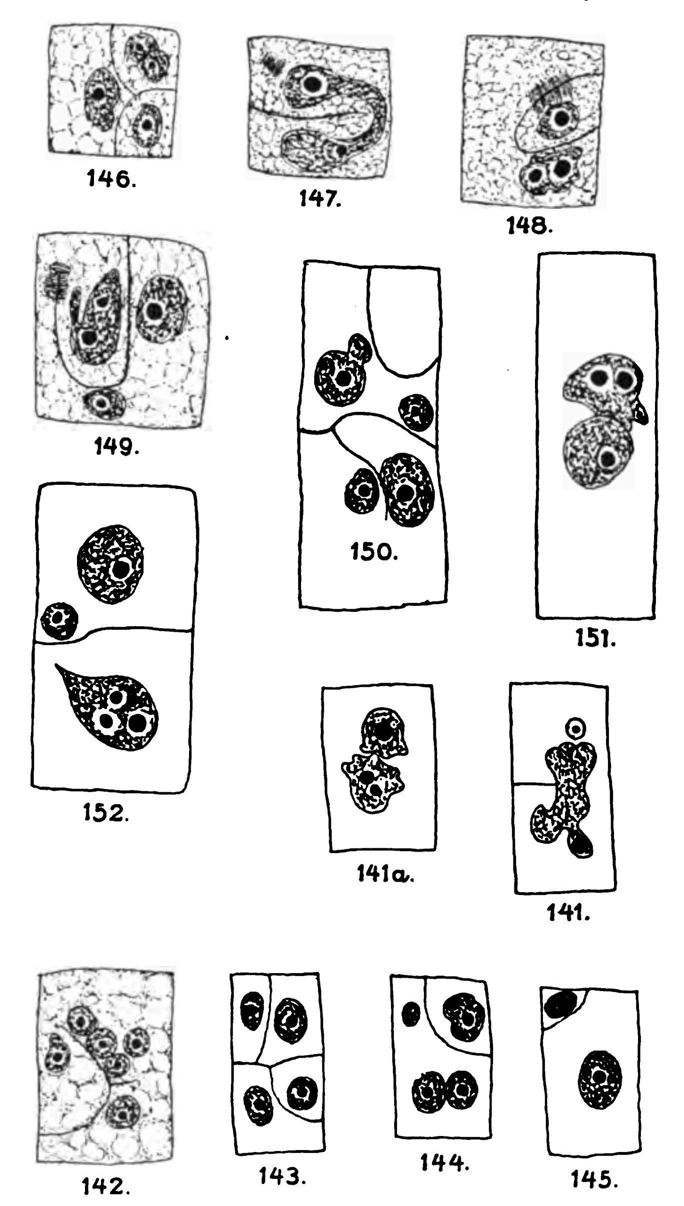


Fig. 140a—152.
Periblemzellen aus Wurzelspitzen von *Allium cepa*, welche nach dem Chloralisiren und Auswaschen 5 Std. in Wasser verblieben.

haben derartige Fälle schon für *Vicia* beschrieben, wo sie jedoch recht selten erscheinen.

Die Grösse der Kerne variirt in solchen Zellen bedeutend (Fig. 144, 149, 150). Es ist wahrscheinlich, dass die Kerne desto kleiner ausfallen, je kleiner die Chromosomenzahl war, welche ihnen Ursprung gegeben hat. Die Scheidewände sind häufig unregelmässig gebogen und unvollständig. Merkwürdig waren faserige Phragmoplaste, welche entweder zu keinem (Fig. 147), oder bloss zu einem Kerne (Fig. 148, 149) eine Beziehung aufwiesen. Zuweilen waren die Scheidewände unvollendet (Fig. 150). Ich fand auch einen Fall, wo durch eine gebogene Scheidewand von der Mutterzelle eine kernlosse Kammer (Fig. 150) abgetrennt war. Zwei Kerne, welche durch einen langen Fortsatz verbunden waren (Fig. 147), kamen sehr selten vor, sie dürften aus zwei Tochterchromosomengruppen entstanden sein, die durch Chromatinschleifen verbunden blieben. Zweikernige Zellen kamen ziemlich selten vor. Die Kerne waren an der einander zugekehrten Seite meist amöbenförmig gestaltet (Fig. 140, 151).

4. Andere Wurzelspitzen wurden 8 ½ Stunden nach dem Auswaschen fixirt. Die ruhenden Kerne sind nicht von ganz normaler Form, sondern weisen hier und da Einbuchtungen auf. Spireme sind sehr selten, Aequatorialplatten giebt es überhaupt nicht, hier und da sind metakinetische und anaphasische Stadien zu sehen. Die Theilungsthätigkeit ist in diesen Wurzelspitzen offenbar wieder stark zurückgegangen, ähnlich wie wir das bei *Vicia faba* gefunden haben.

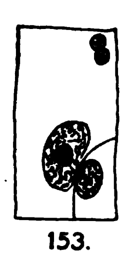
Die Zwergzellen mit Zwergkernen weisen dieselben Verhältnisse auf wie in den sub 3 beschriebenen Wurzelspitzen. Zweikernige Zellen sind bloss in älteren Theilen der meristematischen Partie der Wurzelspitze zu finden. Sie zeigen äusserst selten unvollendet gebliebene Scheidewandanlagen. Die Kerne liegen einander entweder dicht an, und dann zeigen sie keine amöboide Fortsätze, oder man sieht solche bloss an einem Kern. Wenn sie von einander ein wenig entfernt sind, senden sie an der einander zugekehrten Seite amöboide Fortsätze aus. Ich fand einen einzigen Fall, wo die Kerne zu verschmelzen schienen. Aus der unregelmässigen Form der beiden Kerne könnte jedoch mit grosser Wahrscheinlichkeit geschlossen werden, dass diese Kerne aus einer metakinetischen Figur entstanden sind, bei welcher die beiden Chromosomengruppen durch Chromatinschleifen verbunden blieben.

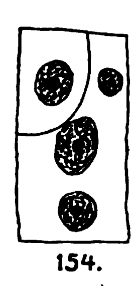
5. Weiter wurden Wurzelspitzen 21 Stunden nach dem Auswaschen fixirt. Sie zeigen zahlreiche normale mitotische Theilungsfiguren in allen Stadien. Zwergzellen und Zwergkerne sind in ähnlichen Formen vorhanden, wie wir das in den vorhin beschriebenen Wurzeln gesehen haben (Fig. 153, 155). Sie liegen jedoch schon meist in der Streckungszone. Zweikernige Zellen fand ich in der meristematischen Zone nicht. Sie befinden sich erst ausserhalb derselben, in der Streckungszone.

6. Die 30 Stunden nach dem Auswaschen fixirten Wurzelspitzen zeigen normale Verhältnisse. Die in Zwergzellen getheilten Mutterzellen sind im meristematischen Theile der Wurzelspitze nicht mehr vorhanden. Sie sind offenbar in die Streckungszone übergetreten.

Die Versuche, welche ich mit *Allium* angestellt habe, scheinen mir manches Wichtige zu beweisen. Was zunächst die Frage nach dem Vorkommen von amitotischen Theilungen in chloralisirten Wurzelspitzen betrifft, haben dieselben gezeigt, dass in *Allium*-Wurzeln überhaupt keine Stadien auftreten, welche sich als Diatmesen deuten liessen. Dennoch kommen zweikernige Zellen ohne Verbindungsspindel vor; die Kerne sind jedoch anfangs von einander entfernt, erst später nähern sie sich, ähnlich wie die aus metakinetischen Stadien entstandenen Chromosomengruppen. Aeusserst selten kommen weiter zweikernige Zellen mit einer unvollendeten Scheidewandanlage vor. Dies ist leicht erklärlich, wenn wir dessen gedenken, dass die Chloralisirung zunächst die Degeneration der Spindelfasern in den Anfangsstadien der Mitose bewirkt, erst später jene in den metakinetischen Phasen, wogegen die Phragmoplaste sehr lange erhalten bleiben, sodass unter ihrer Mitwirkung die Scheidewände vollendet werden können. Es ist sicher, dass gleichzeitig mit der Degeneration der Spindelfasern auch die normale Vertheilung der Chromosomen sistirt wird. Denn es entstehen aus Aequatorialplatten unregelmässige Chromosomengruppen, die Hälften der gespaltenen Chromosomen trennen sich entweder nicht, oder ganz unregelmässig von einander, die zwei Gruppen der Tochterchromosomen nähern sich einander nach der Degeneration der Spindel, statt sich von einander zu entfernen. Offenbar wird auch die Reconstruction der Tochterkerne verlangsamt, jedoch nicht eingestellt. Es werden ja zuweilen die Zellplatten auch schon in Stadien angelegt, wo die Tochterkernanlagen erst durch Chromosomengruppen gebildet werden, und doch findet man solche Stadien,

weder mit, noch ohne Phragmoplaste nach der Chloralisirung. Es mussten sich also in allen solchen Stadien die Kernanlagen zu Kernen reconstruirt haben. Wenn sich aus Aequatorialplatten, eigentlich aus den unregelmässigen Chromatinhaufen, erst einige Stunden nach der Chloralisirung Kerne bilden, so spricht das nicht gegen unsere Behauptung, die Chloralisirung sistire die Reconstruction der Kerne nicht, denn diese Chromosomen sind ja auch unter normalen Verhältnissen von der Reconstruction noch weit entfernt. Es wäre auch möglich, dass die Reconstruction der Kerne nicht von einem bestimmten Zustand der Chromosomen, sondern von bestimmten Verhältnissen in der ganzen Zelle, speciell im Cytoplasma, abhängig wäre. Diese Verhältnisse sind eben erst während der Anaphasis, eine Zeit lang nach dem Stadium der Aequatorialplatte, realisirt. Sie könnten dann aus ähnlichen Gründen auch in chloralisirten Wurzeln in Zellen, welche eine Aequatorialplatte enthielten, relativ spät auftreten.





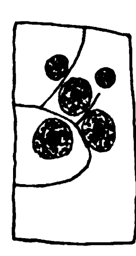


Fig. 153—155.
Periblemzellen aus einer Wurzelspitze v. *Allium cepa*, welche nach dem Chloralisiren und Auswaschen 21 Std. in Wasser sich befand.

Da nun die Zellen, in welchen durch die Chloralisirung die Zellplattenbildung getroffen wurde, die Scheidewand (die allerersten Stadien der Zellplattenbildung [Fig. 137] ausgenommen) vollendet wird, entstehen bei *Allium* sehr spärliche Zellen mit zwei Kernen und weiter auch alle die Figuren, welche wir bei *Vicia* als Folge dieser Zweikernigkeit gedeutet haben. Figuren, welche als Diatmesen gedeutet werden könnten, kommen kaum vor, obschon sonst die Symptome der Chloralwirkung nicht schwächer auftreten als bei *Vicia*. Da sieht man ganz deutlich, wie die Erscheinung von scheinbaren Amitosen mit der Einstellung der Zelltheilung bei fortschreitender Reconstruction der Kerne eng zusammenhängt. Und weiter auch mit den Kernverschmelzungen in zweikernigen Zellen. Denn bei *Allium* konnten wir in den meisten Fällen bloss ein Sichaneinanderlegen der Kerne feststellen, keine Verschmelzung, und es treten auch keine Figuren auf, die sich den scheinbaren Diatmesen von *Vicia faba* zur Seite stellen liessen.

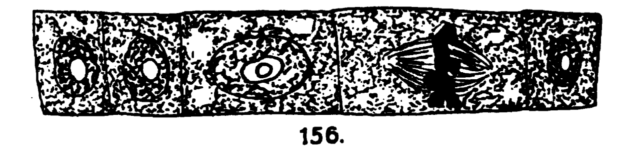
Es ist möglich, dass man durch Anwendung von stärkeren Chlorallösungen ähnliche Figuren erhalten könnte, wie bei *Vicia*. Das will ich nicht bestreiten; es ist jedoch für meinen Zweck das Ergebniss der mit 0,75proc. Chloral angestellten Versuche viel wichtiger, weil sich aus denselben mit grosser Wahrscheinlichkeit eine Stütze für meine Deutung der scheinbaren Amitosen bei *Vicia* und *Pisum* folgern lässt. Die nicht häufigen Fälle, wo in den Zellen ein sanduhrförmiger Kern vorkommt, lassen sich kaum als amitotische Theilungen deuten. Viel wahrscheinlicher entstehen sie aus metakinetischen Stadien, in welchen die Chromosomengruppen durch Chromatinschleifen verbunden blieben.

Um die bisher eingehender beschriebenen Versuchsreihen zu ergänzen, will ich hier aus anderen Versuchsreihen einiges anführen, was zu ihrer Ergänzung beitragen könnte. Zunächst muss ich bemerken, dass auch die Wurzeln derselben Versuchsreihe individuelle Unterschiede aufweisen, was die Intensität der Chloralwirkung und die zeitliche Aufeinanderfolge einzelner Veränderungen betrifft.

In einer Versuchsreihe, wo Wurzelspitzen von *Pisum sativum* eine Stunde lang in 0,75proc. Chloralhydrat verblieben, hierauf ausgewaschen und in Sägespähne überbracht wurden, konnte an Objecten, welche 17 Stunden nach dem Auswaschen fixirt wurden, festgestellt werden, dass in den langen Zellen, in welchen sich zwei Kerne oder ein grosser befanden, noch keine Theilung vor sich gegangen war, obzwar in den normalen Nachbarzellen zahlreiche Theilungsfiguren zu beobachten waren. Die langen Zellen verspäten sich offenbar bei ihrer Theilung, ihre Theilungsfähigkeit ist herabgesetzt.

Eine andere Versuchsreihe wurde mit *Pisum sativum* so angestellt, dass die Keimwurzeln auf 30 Minuten in 1,5 % Chloralhydrat gesetzt wurden, hierauf eine halbe Stunde ausgewaschen und nach dem Auswaschen in Sägespähne übertragen wurden. Im ganzen zeigten die Wurzeln dieselben Verhältnisse, wie jene, welche eine Stunde lang in 0,75 % Chloral verblieben sind. Dennoch schien es, dass in ihnen einige Unregelmässigkeiten besonders häufig auftraten. So entstanden zuweilen ungleich grosse Tochterkerne, weiter auch kernlose Kammern, wie wir solche bei *Allium cepa* beobachtet haben.

Nach einer halbstündigen Chloralisirung waren die achromatischen Figuren der Mitosen in den Wurzelspitzen noch gut erhalten. Nach einem darauffolgenden halbstündigen Auswaschen waren die Fasern meist an ihren Enden oder in ihrer ganzen Länge körnig. Hier und da war die achromatische Figur ganz degenerirt. 17 Stunden nach dem Auswaschen erschienen in der Wurzelspitze die langen Zellen. Zahlreiche solche Zellen enthielten zwei selbstständige Kerne, oder schon verschmelzende Kerne, andere einen grossen Kern. Theilungen waren in diesen Zellen nicht allzu häufig; wenn es in der langen Zelle zwei Theilungsfiguren gab, so waren diese durch die typische Chromosomenzahl ausgezeichnet. Besassen sie eine, so zeigte dieselbe die doppelte Chromosomen-



156.



157.

Fig. 156—157.
Periblemzellen aus Wurzelspitzen von *Pisum sativum*, welche mit 1,5 % Chloral eine halbe Stunde lang behandelt, hierauf gewaschen wurden und 42 Stunden in Sägespähnen sich befanden.

zahl. 28 Stunden nach der Chloralisirung besass die Wurzelspitze fast keine zweikernigen langen Zellen mehr. Ebenso waren Zellen mit zwei Mitosen sehr selten. In diesen war dann meist ein Verschmelzen der beiden Kernanlagen in der mittleren Zelle zu beobachten. Da sich bei diesen Wurzelspitzen aus keinem Umstande schliessen liess, dass zwischen ruhenden Kernen eine Scheidewand entstanden wäre, so ist es höchst wahrscheinlich, dass die zwei Kerne in einer Zelle, wie sie 17 Stunden nach der Chloralisirung in den Wurzelspitzen zu beobachten wären, während der weiteren 7 Stunden verschmolzen sind.

42 Stunden nach dem Auswaschen giebt es in den Wurzelspitzen keine zweikernige Zellen mehr. Die langen Zellen sind in grosser Anzahl vorhanden, in ihnen giebt es meist Figuren mit einer doppelten Chromosomenzahl (28). Auffallend waren jedoch einige lange Zellen, die eine Figur mit 14 Chromosomen besassen;

diese Chromosomen waren meist dick (Fig. 156, 157), etwas länger als sonst; es schien mir in einigen Fällen, dass jede Chromatinschleife eigentlich aus vier Chromosomen während des Aequatorialstadiums bestehe. Doch war es mir nicht möglich, ganz deutliche und überzeugende Figuren aufzufinden. Soviel war jedoch sicher, dass derartige Figuren etwa 14 Chromosomen besassen, wogegen lange Zellen sonst regelmässig deren 28 zeigten. Auch hier scheint es mir wahrscheinlich zu sein, dass eine Reduction der Chromosomenzahl stattgefunden hat.

V.

Ich will nun die Resultate meiner Versuche mit jenen vergleichen, zu welchen Wasielewski in der am Anfang meiner Abhandlung angeführten Arbeit gekommen ist. Vorher muss ich jedoch meinen Standpunkt näher präcisiren, erstens in Bezug auf die Evidenz meiner Resultate, zweitens in Bezug auf die Bedeutung der an fixirten Präparaten beobachteten Structuren und speciell der verschiedenen Differenzirungen der kinetischen Theilungsfiguren.

Es wäre natürlich der beste Weg, wenn es möglich wäre, die durch die Chloralisirung hervorgerufenen Veränderungen der Theilungsfiguren direct an demselben Object und in vivo zu untersuchen. Es wäre da vielleicht an solche Objecte wie die *Tradescantia*-Haare zu denken, aber ihre Vitalität und Theilungsfähigkeit ist doch zu gering, um für eine Beobachtungszeit von 30—40 Std. auszureichen. Weiter neigen die Kerne, wie schon Nathansohn angiebt, auch unter normalen Umständen zur amitotischen Theilung, und ich habe mich selbst überzeugt, dass z. B. in den Staubfadenhaaren von *Tradescantia crassula* in fast allen Zellen entweder eine amitotische Kerntheilung oder schon Zweikernigkeit (Scheidewandbildung war nie zu beobachten) festzustellen ist. Wenn man also schon hier mit verschiedenen Schwierigkeiten zu kämpfen hätte, so ist wohl eine z. B. auf 30 Std. sich erstreckende Beobachtung von Wurzelspitzen oder Stammscheiteln und dergl. in vivo (natürlich in Bezug auf die Kern- und Zelltheilung) so gut wie ausgeschlossen. Hier wird man auf Präparate angewiesen sein und auf Combinationen von Bildern, welche uns z. B. Wurzelspitzen geben, die in verschiedenen Zeitintervallen während einer Versuchsreihe fixirt wurden. Es wird sich um die Eruirung einer Reihe von Vorgängen handeln, welche an einem Objecte real vor sich gehen würden, wenn man dasselbe seiner Entwickelung überliesse. Wir

fixiren jedoch verschiedene Individuen oder Organe, die an sich schon recht beträchtliche individuelle Unterschiede aufweisen können; von diesen Individuen haben wir dann eine discontinuirliche Reihe, welche auch in dem Falle, dass einzelne Glieder dieser Reihe einander recht nahe stehen würden, wegen der individuellen Variabilität kaum ein einfaches, leicht abzuleitendes Resultat ergeben wird. Nun wird jede Wurzelspitze von hunderten von Zellen gebildet, und diese unterscheiden sich von einander nicht nur durch ihre verschiedene Lage und daher auch Bestimmung hinsichtlich ihrer weiteren Entwickelung in der Wurzelspitze, sondern auch dadurch, dass sie in verschiedenen Stadien der Kern- und Zelltheilung begriffen sind. Dadurch wird die Ableitung einer Reihe, welche den realen Vorgängen entsprechen soll, noch schwieriger. Wir kennen ja die reale Vergangenheit einzelner Zellen in irgend einem Präparate nicht, wir müssen dieselbe durch Vergleichung mit Präparaten von früher, eventuell später fixirten Objecten festzustellen versuchen, gar manches Resultat kann dabei durch subjective Auffassung beeinflusst werden. Sollen die Resultate von diesen subjectiven Elementen möglichst befreit sein, so müssen die Glieder einer Versuchsreihe möglichst zahlreich sein, jedes Glied aus mehreren Individuen bestehen und an diesen alle Erscheinungen, welche von normalen Vorgängen abweichen, registrirt und in Erwägung gezogen werden. Die Deutung irgend eines, an den Präparaten beobachteten Bildes muss aber auch dann nicht vollkommen evident sein, denn auf sein Zustandekommen wird durch eine Combination von Thatsachen, die wir an anderen Individuen, und zwar in einer grossen Mannigfaltigkeit, beobachtet haben, geschlossen. Wollte man jedoch die in Präparaten sich darbietenden Bilder ohne eine solche Combination deuten, so wäre das ein Vorgehen, welches leicht zu ganz verfehlten Schlüssen führen könnte, besonders wenn sich dazu vorgefasste Meinungen gesellen sollten. Es ist möglich, dass auch meine in dieser Mittheilung den Vorgängen in chloralisirten Wurzelspitzen gegebenen Deutungen keinen allgemeinen Anklang finden werden. Ich habe mich jedoch bemüht, denselben eine womöglich objective Basis zu geben.

Weiter benutze ich diese Gelegenheit, um meinen Standpunkt in Bezug auf die Bedeutung der Kern- und Zelltheilungsstructuren in aller Kürze klar zu legen. Man beobachtet an Objecten, welche in einer bestimmten Weise fixirt wurden und welche sich unter normalen Bedingungen befanden, ganz bestimmte Structuren. Es

ist natürlich, dass man da fragt, ob diese Structuren in vivo ebenso beschaffen waren, wie sie es an Präparaten sind. Und wenn dies der Fall wäre, durch welche Kräfte kommen einzelne dieser Structuren in vivo zu Stande, und weiter, welche Bedeutung kommt ihnen für die Theilung selbst, eventuell für das Schicksal der Zellen nach der Theilung zu? Und wenn die Präparate Artefacte darbieten können, welche Structuren sind Artefacte und welche entsprechen den Verhältnissen in vivo?

Es muss anerkannt werden, dass in lebenden Zellen alle Bedingungen zur Entstehung von Artefacten gegeben sind [1]), und dass bei der Fixirung auch einige Artefacte entstehen. Daneben werden jedoch sicher manche Bestandtheile und Structuren der Zelle in ihrer ursprünglichen Beschaffenheit erhalten. So z. B. die Chromosomen, welche ja Hofmeister in den Staubfadenhaaren von *Tradescantia* schon im Jahre 1849 aufs deutlichste in vivo gesehen und gezeichnet hat [2]). Dass die faserigen Bestandtheile der achromatischen Spindel nicht direct durch die Fixirung entstehen müssen, lässt sich aus den Beobachtungen von Strasburger [3]) und Shibata [4]) schliessen. Die Umrisse der Spindel lassen sich in den Wurzelspitzen von *Aspidium decussatum* in vivo an Schnitten sehr gut und deutlich sehen; dieselbe hat jedoch ein homogenes Aussehen. Hieraus lässt sich allerdings nicht folgern, dass die Fasern in vivo nicht existiren, sie könnten ja dieselben optischen Eigenschaften besitzen, wie das Medium, in welchem sie liegen. Das hat ja auch Zacharias anerkannt. Es wäre jedoch möglich, dass die Spindelfasern erst beim Absterben entstehen und zwar in ähnlicher Weise, wie sich das Zacharias oder Fischer vorgestellt haben, durch Diffusion von Stoffen, die Ausfällungen bewirken, aus den Vacuolen oder dem Zellkern in das Cytoplasma. Ich werde später nachweisen, dass dies kaum wahrscheinlich ist.

Wie dem aber sein mag, soviel ist sicher, dass normale Objecte, in bestimmter Weise präparirt, ganz bestimmte Bilder geben, welche man sicher wenigstens als ein Symptom betrachten kann, dass in dem betreffenden Organe Theilungen normal vor sich ge-

---

1) A. Fischer, Fixirung, Färbung und Bau des Protoplasmas. Jena, 1899.

2) W. Hofmeister, Die Entstehung des Embryo etc. Leipzig, 1849.

3) E. Strasburger, Einige Bemerkungen zur Frage nach der doppelten Befruchtung bei den Angiospermen. Botan. Ztg. 1900.

4) K. Shibata, Die Doppelbefruchtung bei *Monotropa uniflora* L. Flora, Bd. 90, 1902.

gangen sind. Und zu diesen Symptomen gehören auch die achromatischen Spindelfiguren. Das ist so gemeint: Wenn man Wurzelspitzen fixirt, welche sich unter normalen Umständen befanden, und in derselben Weise Wurzelspitzen behandelt, welche chloralisirt wurden, und wenn man findet, dass die kinetischen Figuren in den ersten Wurzelspitzen achromatische Differenzirungen aufweisen, in der zweiten jedoch nicht, so kann man dies sicher als Folge der Chloralisirung (da die sonstige Behandlung ganz gleich war) betrachten und auf einen abnormen Zustand der Theilungsfiguren in den chloralisirten Wurzelspitzen schliessen. Und wenn auch die ganze achromatische Figur ein Artefact wäre (was jedoch sicher nicht der Fall ist), so wäre es doch eine auffallende Erscheinung, dass dieselbe in normalen Wurzelspitzen entsteht, in chloralisirten jedoch nicht. Dies liesse sich wohl auch vom Artefact-Standpunkt erklären, aber es beweist dieser Umstand ohne weiteres, dass sich bestimmte Verhältnisse in den sich theilenden Zellen verändert haben.

Unsere Untersuchungen haben nun gezeigt, dass derartige Veränderungen in den sich theilenden Zellen durch Chloralisirung in allen untersuchten Fällen verursacht werden. Sie sind wenigstens ein Symptom, dass die kinetischen Theilungen in bestimmter Hinsicht abnorm geworden sind, und dass diese abnorm gewordenen Theilungen auch beim Uebertragen der Wurzelspitzen in normale Umstände abnorme weitere Entwickelungszustände zur Folge haben können.

Ich betrachte es daher als einen wesentlichen Mangel der Wasielewski'schen Arbeit, dass in derselben nicht angegeben wird, wie die Chloralisirung auf die in der Wurzelspitze doch schon bei Beginn der Chloralwirkung vorhandenen kinetischen Theilungsfiguren einwirkt, und ob sie eventuell Veränderungen bei diesen Figuren hervorruft. Es wird in der ganzen Arbeit nicht angeführt, ob die als Mitosen angeführten Theilungen an den Präparaten ein normales Aussehen hatten oder nicht; und doch ist nach meinen Erfahrungen nicht daran zu zweifeln, dass die Chloralhydratlösung bedeutende Veränderungen in den Theilungsfiguren verursacht hat. Man findet bei Wasielewski überhaupt keine Angaben über die achromatischen Structuren der Theilungsfigur; seine Bemerkung (l. c., p. 30) bezieht sich wohl auf die Chromatingebilde. Wir finden auch bei der ausführlicher registrirten Versuchsreihe (p. 38) bloss die Bezeichnungen „Mitosen", „Amitosen", ohne dass für die

ersten angegeben wäre, ob es sich um wirklich normale Mitosen gehandelt habe oder nicht. Dies würde sich wohl leicht nachholen lassen. Es würde sich da sicher ergeben, dass die Mitosen nicht ganz normal waren, was wir ja sowohl bei *Vicia faba* als auch bei zwei anderen Pflanzenarten gefunden haben. Natürlich fehlen dann auch bei Wasielewski die Angaben über das weitere Schicksal derartiger abnormer Mitosen.

Wir haben feststellen können, dass durch die Degeneration des Phragmoplasten zweikernige Zellen ohne oder mit Scheidewand-anlagen entstehen können. Diese Scheidewandanlagen können höchstwahrscheinlich lange erhalten bleiben, doch lassen sich an einigen dann auch Symptome einer Auflösung beobachten. Ich kann mich da auf die Fig. 15 und 16 der Arbeit von Wasielewski berufen, wo die Scheidewandanlagen eher auf eine Auflösung als auf eine progressive, fortschreitende Entwickelung schliessen lassen. Dass derartige unvollendet gebliebene Scheidewandanlagen in Rechnung gezogen werden müssen, ist unzweifelhaft, denn schon nach einer 35—60 Minuten andauernden Chloralwirkung konnte ich in Wurzelspitzen von *Vicia faba* zweikernige Zellen mit Scheide-wandanlagen beobachten, wobei noch Reste der Phragmoplasten zu sehen waren. Dies kann sicher nicht als eine amitotische Theilung gedeutet werden, sondern als eine eingestellte Mitose. Es ist nun möglich und für mich auch höchst wahrscheinlich, dass alle Figuren, die von Wasielewski als progressive Scheidewand-bildungen nach einer amitotischen Kerntheilung gedeutet wurden, in der That unvollendet gebliebene, unter Vermittelung eines Phragmoplasten angelegte Scheidewände vorstellen. Eine Schilderung des successiven Wachsthums der Scheidewände, wie sie Wasielewski auf p. 30 ff. giebt, ist somit nicht begründet, denn es wird für die progressive Entwickelung der in den Fig. 3, 7, 10, 11, 15, 16 u. s. w. dar-gestellten Scheidewandanlagen kein einziger überzeugender Grund angeführt. Vielleicht könnte man als Stütze für die Richtigkeit der Wasielewski'schen Deutung den Umstand anführen, dass diese Scheidewandanlagen irreguläre Richtungen zeigen (bes. p. 41), was in normalen Wurzelspitzen nicht beobachtet wird. Aber dagegen kann angeführt werden, dass an zahlreichen Mitosen als eine der Folgen der Chloralisirung eine irreguläre Verschiebung der Figur und somit auch der Scheidewandanlage auftritt.

Aehnliche Erwägungen, wie für die Scheidewandanlagen, gelten auch für die diatmetisch sich theilenden oder eingeschnürten Kerne.

Wie wir gesehen haben, können dieselben auf eine verschiedene Weise entstehen. Einerseits durch Reconstruction von Tochterkernen, welche durch eine oder mehrere Chromatinschleifen verbunden geblieben sind. Hierfür kann man ja zahlreiche Belege in den chloralisirten Wurzelspitzen finden. Weiter durch ein Sichaneinanderlegen der durch mitotische Theilung entstandenen Kerne, wobei jedoch die Scheidewand nicht vollständig ausgebildet wurde. Dieser Fall ist wenigstens als möglich anzusehen. Schon nach einstündiger Chloralisirung sind zweikernige Zellen zu beobachten, in welchen die Kerne schon dicht beieinander liegen können. Diese Kerne können schliesslich allmählich verschmelzen. Diese Kernverschmelzung ist wenigstens für einige Fälle von mir wahrscheinlich gemacht worden, für die Enkelkerne bei den Theilungen der zweikernigen Zellen steht sie jedoch ganz fest. Dass es sich in anderen Fällen um amöboide Kerne handelt (Wasielewski, Fig. 6) oder wenigstens handeln kann, ist nach dem, was über *Vicia faba* gesagt wurde, ebenfalls sicher. Dass jedoch derartige amöboide Deformationen der Zellkerne nicht zu Kerntheilungen führen müssen, erhellt aus den Beobachtungen an Kernen der Haubenzellen, wo die Kerne auffallende Formveränderungen aufweisen können, ohne sich zu theilen. Was die in Fig. 8 dargestellte und auf p. 40 von Wasielewski erwähnte Kernform betrifft, so entspricht dieselbe jenen Kernen, welche durch Reconstruction aus unregelmässigen Chromosomengruppen entstehen, wie wir solche für alle drei untersuchten Pflanzenarten beschrieben haben. Der in Wasielewski's Fig. 5 dargestellte Kern kann als zwei eben verschmelzende Kerne gedeutet werden, welche sich vor Vollendung der Verschmelzung zur mitotischen Theilung anschicken, oder kann als ein aus einem hantelförmigen Chromosomenhaufen sich reconstruirender Kern aufgefasst werden. Dass die Zellen, welche zwei mitotische Theilungsfiguren enthalten, nicht nothwendig auf eine in denselben stattgefundene, amitotische Kerntheilung hinweisen müssen, ist nach alledem ebenfalls sicher. Wenn in einer Zelle die mitotische Theilung im Stadium der Metakinesis oder Anaphasis eingestellt wird, und so eine zweikernige Zelle entsteht, in welcher die Kerne nicht verschmelzen, so können dann bei Wiedereintritt der typischen mitotischen Theilungsweise Zellen mit zwei Mitosen erscheinen. Wir haben gesehen, dass in solchen Zellen noch ein Rest der Scheidewandanlage zwischen beiden Figuren vorhanden sein kann. Dies beweist auch, dass die in zweikernigen Zellen vorhandenen Scheide-

wandanlagen nicht, wie das Wasielewski (l. c., p. 37) behauptet, stets vollendet werden müssen.

Für die Richtigkeit der Wasielewski'schen Anschauung, dass sich in chloralisirten Wurzelspitzen Amitosen abspielen, scheint der Umstand zu sprechen, dass in denselben zahlreiche Kerne auftreten, welche zwei Nucleolen besitzen. Aber hierin bin ich sehr skeptisch. Einerseits variirt schon unter normalen Verhältnissen, wie ich mich überzeugt habe, die Zahl der Nucleolen beträchtlich. Die Mehrzahl der Kerne enthält einen Nucleolus, einige deren zwei, aber es kommen bei *Vicia* auch drei bis vier Nucleolen in ruhenden Kernen vor. Wenn nun diesem Umstand keine weitere Bedeutung (Wasielewski, l. c., p. 26) zukommt und speciell kein für die Kerntheilung, so kann es sich ebenso bei chloralisirten Wurzelspitzen verhalten. Es ist sicher, dass durch die Chloralisirung der Nucleolus zur Theilung angeregt wird, ich habe besonders in den amöboiden Kernen diese Theilung oft gesehen; dass aber diese Theilung eine Vorstufe zur amitotischen Theilung sein muss, ist sehr fraglich. Da wir eine solche nicht anzunehmen genöthigt sind, ja da dieselbe höchst wahrscheinlich in chloralisirten Wurzelspitzen überhaupt nicht vorkommt, so sind wir wenigstens nicht genöthigt, die Theilung der Nucleolen als Kennzeichen einer beginnenden Amitose zu betrachten.

Weiter führt Wasielewski als Stütze für seine Anschauung, dass in den chloralisirten Wurzelspitzen Amitosen vorkommen, den Umstand an, dass nach der Chloralisirung die Zahl der Mitosen allmählich sinkt, wogegen die Diatmesen häufiger werden, bis zu einem gewissen Zeitpunkt, wo dann das Umgekehrte stattfindet. Er führt speciell eine Tabelle an (p. 38), welche auf den ersten Blick ziemlich überzeugend wirkt. Doch erfährt man aus derselben nicht, wie die Mitosen ausgesehen haben, wodurch eigentlich diese Tabelle unbrauchbar wird, denn es lässt sich nicht daran zweifeln, dass diese Mitosen wenigstens in den Wurzeln No. 1, 2, 4 atypisch waren. Nach meinen Erfahrungen an *Vicia faba* (Seitenwurzeln) müsste eine entsprechende Tabelle etwa so lauten:

1. (1 Std. 0,75 % Chloral.) Verdoppelung der Nucleolen in ziemlich vielen Zellen. Mitosen mit degenerirenden Spindelfasern. Zweikernige Zellen meist mit Resten des Phragmoplasten. Amöboide (scheinbar angeschnürte) Kerne. Keine Kernverschmelzungen.

2. (1 Std. nach dem Chloral.) Es bilden sich neue Phragmoplaste und Scheidewandanlagen. In einigen zweikernigen Zellen liegen die Kerne einander dicht an.
3. (3 Std. nach dem Chloral.) Fast normale metakinetische Stadien. In einigen Zellen unregelmässige Chromosomengruppen. Selten normale Aequatorialplatten. Ebenfalls ziemlich selten zweikernige Zellen ohne eine Verbindungsspindel. Die Kerne liegen dann einander dicht an.
4. (6 Std. nach dem Chloral.) Schwach entwickelte Spindelfasern in den Mitosen. Hier und da zweikernige Zellen ohne Phragmoplasten, amöboide und hantelförmige Kerne. Aus den unregelmässigen Chromosomengruppen reconstruiren sich unregelmässige Kerne.
5. ($9\frac{1}{2}$ Std. nach dem Chloral.) Noch schwächer entwickelte, degenerirte Spindelfasern in den Mitosen. Zahlreiche zweikernige Zellen ohne Phragmoplaste mit oder ohne Scheidewandanlagen. Hier und da mehrlappige, unregelmässige Kerne.
6. (18 Std. nach dem Chloral.) Sehr seltene Mitosen, und diese haben dann schwach entwickelte Spindelfasern. Zweikernige Zellen mit oder ohne Scheidewandanlagen, jedoch immer ohne Phragmoplaste. Hantelförmige, angeschnürte, amöboide Kerne ziemlich häufig. Hier und da Reste der achromatischen Spindel als dichte Plasmamassen. Auffallend grosse Kerne, zuweilen von unregelmässiger Form, kommen vor.
7. (22 Std. nach dem Chloral.) Ziemlich häufige typische Mitosen. Einige in grossen Zellen und mit doppelter Chromosomenzahl. Auch grosse Zellen mit zwei Mitosen, oder mit einem grossen, zuweilen eingeschnürten Kern, oder zweikernig, mit dicht aneinander liegenden Kernen.
8. (32 Std. nach dem Chloral.) Zahlreiche typische Mitosen. Aeusserst selten und bloss in den älteren Theilen der Wurzelspitze grosse, zuweilen eingeschnürte Kerne.

Wasielewski hat mit Hauptwurzeln experimentirt und offenbar werden seine Resultate denjenigen näher stehen, welche ich an *Pisum sativum* erhalten habe. In einem massigeren Organe werden sich wohl einzelne Phasen der Veränderungen verschieben, und es werden dieselben sicher complicirter sein können, aber am Wesen der Sache wird das nichts ändern.

Wasielewski erwähnt auch (l. c., p. 40, Anm.) das häufige Vorkommen von abnorm grossen Kernen in chloralisirten Wurzeln. Ich deute dieselben erstens als Kerne, welche aus den unregelmässigen Chromosomenhaufen, besonders jenen, welche eine doppelte Chromosomenzahl enthalten, entstanden sind, zweitens als Kerne, welche durch Verschmelzung von zwei — eventuell noch mehr — Kernen zu Stande gekommen sind, und habe für meine Deutung die Gründe bei der speciellen Schilderung der Versuchsreihen vorgebracht. Was die erste Entstehungsweise betrifft, so kann man direct die Reconstruction von grossen, mehrlappigen Kernen aus den unregelmässigen Chromosomenhaufen aus verschiedenen Uebergangsstadien erschliessen. Bei einigen Theilungen in Zellen mit zwei mitotischen Figuren liess sich das Entstehen eines grossen Kernes durch Verschmelzung von zwei Kernanlagen direct beobachten. In anderen Fällen kann man aus der Abnahme der zweikernigen Zellen, dem Erscheinen von Uebergangsstadien und dem Zunehmen von grossen Kernen[1]) auf eine Kernverschmelzung schliessen. Schliesslich liegt ein triftiger Grund für die Richtigkeit meiner Annahme im Vorkommen von mitotischen Theilungsfiguren mit doppelter Chromosomenzahl.

Ich will noch erwähnen, dass sich das Vorkommen von derartigen grossen Kernen auch von dem Standpunkte, welchen Wasielewski einnimmt, erklären liesse: Kerne, welche sich amitotisch theilen sollen, wachsen vor der Theilung heran, um nicht allzu kleinen Tochterkernen Ursprung zu geben. Es wäre dann auch erklärlich, warum die grossen Kerne so häufig eingeschnürt sind, oder irgend ein Stadium der vermuthlichen Diatmese zeigen. Aber zahlreiche andere Umstände, unter anderem auch jener, dass grosse Kerne in abnorm langen Zellen vorkommen, die Scheidewandanlagen enthalten, bevor noch an dem Kerne ein Anzeichen der Einschnürung sichtbar wäre, bestimmen mich, diese Auffassung der grossen Kerne zurückzuweisen.

Aus methodischen Gründen, welche ich eingangs dieses Capitels angeführt habe, kann man nicht in allen Fällen direct die Bedeutung irgend welcher Figur, die in chloralisirten Wurzeln vorkommt, angeben, es ist dies jedoch durch Combination indirect möglich.

---

1) Dies habe ich auch an Wurzeln, welche mit 1 proc. $CuSO_4$ behandelt wurden, feststellen können.

Auf Grund dieser Combinationen komme ich zum Resultate, dass man keinen zwingenden Grund hat, die in chloralisirten Wurzelspitzen vorkommenden Figuren als Amitosen zu deuten, sondern dass es im Gegentheil wenn nicht sicher, so doch höchst wahrscheinlich ist, dass die vermuthlichen Amitosen durch Umänderung von normalen, mitotischen Figuren (incl. die Folgen dieser Umänderung) entstanden sind. Einen Beweis, dass in chloralisirten Wurzeln Amitosen vorkommen, hat Wasielewski nicht erbracht. Alle seine Befunde lassen sich in einem anderen Sinne deuten, als er es thut. Hingegen bemerke ich nochmals, dass ich alle von Wasielewski in chloralisirten Wurzelspitzen beobachteten Figuren auch an meinen Präparaten finden konnte.

VI.

Allgemeines und Zusammenfassung der Resultate.

Wir haben schon die Frage erörtert, ob in unseren Versuchen durch die Chloralisirung amitotische Kerntheilungen hervorgerufen wurden, und sind zu einer negativen Beantwortung dieser Frage gekommen. Dadurch wird natürlich nicht bestritten, dass durch andere Factoren und unter anderen Umständen amitotische Theilungen hervorgerufen werden können. Nathansohn ist dies ja durch Aetherisation bei einigen niederen Algen gelungen[1]), und es ist nicht zu bezweifeln, dass auch durch Verwundung zuweilen directe Kerntheilungen erzielt werden können. Wenn nun für einige Algen eine weitgehende Gleichwerthigkeit der Mitose und Amitose festgestellt wurde, so muss das nicht für alle Pflanzen gelten. Warum es z. B. für die hoch organisirten Archegoniaten nicht der Fall sein muss, liesse sich aus ihrem complicirten Bau erklären. Ist doch die Mitose ein sehr regelmässiger Vorgang, durch welchen die Theilung einiger Kern- sowie auch Cytoplasmabestandtheile sehr präcis ausgeführt wird. Wenn es auch richtig wäre, wie das

---

1) Die sehr interessanten Versuche von Haecker (Anat. Anz., Bd. 17, 1900), welche an Copepoden im Anschluss an die Untersuchungen von Nathansohn angestellt wurden, ergaben Resultate, welche sich, wie mir scheint, im Sinne meiner Resultate eher deuten lassen, als dass es Amitosen oder Uebergangsstadien sind. Ob die von Richter in Pflanzen, welche mit Leuchtgas behandelt wurden, beobachteten, amitosenähnlichen Figuren wirkliche Amitosen sind, wird wohl aus der definitiven Arbeit, die der Verfasser in Aussicht stellt, erhellen (Ber. d. Deutsch. botan. Ges., 1903).

Wasielewski anführt (l. c., p. 9), dass diese Theilung nicht absolut mathematisch genau ist, so muss angenommen werden, dass die Fehler der Theilung bei der Amitose noch viel grösser sein werden. Und es ist möglich, dass es bei einer hoch organisirten Pflanze auf eine genauere Theilung ankommt, als bei einem niedrig stehenden, einfachen Organismus. Die Folgen einer ungenauen Theilung bei einer höheren Pflanze könnten sich viel früher zeigen, als die Folgen einer ähnlichen Ungenauigkeit bei einem niedrig organisirten Organismus. Darum könnte es sein, dass sich die Folgen einer ungenauen Amitosis bei niedrig stehenden Pflanzen, wenn sie überhaupt nachtheilig sind, viel später zeigen, als unsere Versuche dauern oder dauern können. Derartigen Schlussfolgerungen kann man bei der Annahme von idioplasmatischen Ueberträgern der erblichen Eigenschaften besonders jetzt nicht ausweichen, wo durch die Untersuchungen über die Artbildung und die Bastardirung jene Theorien, welche stoffliche Träger von erblichen Eigenschaften angenommen haben, eine bedeutende Stütze erhalten haben[1]. Es wäre daher sogar für die höheren Pflanzen zweckmässig, wenn die Amitose in ihren meristematischen Zellen viel schwieriger hervorgerufen werden könnte, als bei den niedrig organisirten, wo schon in der Natur durch Störungen, z. B. in der Ernährung, wie bei *Spirogyra*, Amitosen statt der typischen Mitosen auftreten können. Für derartige Pflanzen könnte ja eine ungenaue Kerntheilung entweder überhaupt keine oder in absehbarer Zeit keine schlimme Folgen haben. Bei höher organisirten Pflanzen, wo man wohl berechtigt ist, einen viel complicirteren Bau des Idioplasmas anzunehmen, kann eine ungenaue Theilung viel schlimmere Folgen haben. Auch diese müssten sich nicht sofort zeigen, wie z. B. in dem von Shibata beschriebenen Fall, wo sich amitotisch getheilte Kerne nachher mitotisch theilen können und sogar eine typische Chromosomenzahl aufweisen. Ausserdem ist zu bemerken, dass sicher nicht alle Formen der Amitose gleich ungenau sein müssen, und besonders bei solchen Formen, wo sich noch Chromosomen differenziren, kann die Theilung des Zellkernes ziemlich genau sein. Strasburger[1]) hat schon vor längerer Zeit darauf aufmerksam gemacht, dass bei einer mitotischen Theilung nicht bloss die Chromatinsubstanz getheilt wird, sondern auch andere Bestandtheile der

1) H. de Vries, Die Mutationstheorie, Leipzig, 1903, Bd. 2, p. 684.

2) E. Strasburger, Ueber Befruchtung. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXVIII.

Zelle. Auch ich habe hervorgehoben[1]), dass es sich im Cytoplasma in erster Reihe um die Theilung der achromatischen Structuren der Theilungsfigur handeln könnte, und es wäre möglich, dass die Bedeutung derartiger Structuren eben darin liegt, dass die dieselben bildende Substanz dann leicht und ziemlich genau als Fasern getheilt werden kann. Die Differenzirung der Chromatinschleifen könnte bekanntlich ebenfalls aus dem Grunde zweckmässig sein, weil sich die Chromatinsubstanz als Fäden am leichtesten und relativ genau theilen lässt. Bei der directen Kerntheilung unterbleibt eine Differenzirung der achromatischen und chromatischen Substanzen und auch ihre relativ genaue Theilung. Wenigstens ist die letztere bei der Amitosis nicht so wahrscheinlich, wie bei der mitotischen Theilung.

Bei den höheren Pflanzen wird die Scheidewand bei einer Mitosis unter Vermittelung eines Phragmoplasten angelegt. Lassen wir auch seine faserige Structur, die an Präparaten hervortritt, bei Seite, so bildet er doch einen eigenthümlichen Körper, in welchem sich die Scheidewand ganz neu, ohne Verbindung mit älteren Membranen, anlegt. Eine Ausnahme bildet der von Guignard für *Magnolia* beschriebene Fall[2]), wo sich die Scheidewand als ein peripherer Ring im Anschluss an die schon bestehende äussere Zellmembran anlegt, doch bedarf dieser Fall noch einer eingehenderen Prüfung[3]). Sonst wird im Centrum des Phragmoplasten die Scheidewand angelegt und verbreitet sich centrifugal. Wesentlich und wichtig an diesem Process scheint der Umstand zu sein, dass hier die Plasmahaut der Zelle ohne Anschluss an die älteren, schon bestehenden Plasmahäute neu gebildet wird, an dieser Plasmahaut wird dann die Zellmembran abgeschieden.

Unsere Versuche haben ergeben, dass in den von uns untersuchten Fällen die Scheidewandanlagen ohne Phragmoplaste kaum vollendet werden. Bei *Pisum* z. B. wird die Scheidewandanlage, wenn durch die Chloralwirkung der Phragmoplast zerstört wurde, überhaupt nicht mehr vollendet. Bei *Vicia* kann sich der Phragmo-

---

1) B. Němec, Neue cytologische Untersuchungen. Beitr. z. wissensch. Botanik, Bd. IV, 1900.

2) L. Guignard, Les centres cinétiques chez les végétaux. Ann. d. scienc. nat. Botanique, 8 Série, V. T., 1898.

3) Ich habe die Bildung eines peripheren Ringes in der Wurzelspitze von *Hibiscus calycinus* beobachtet (Ber. d. Deutsch. botan. Ges., 1901, p. 306), doch steht derselbe in keiner nachweisbaren Beziehung zum Phragmoplasten.

plast nach der Zerstörung neu bilden, und die Scheidewandanlage wird vollendet. Der Umstand, dass Scheidewände, welche zu wirklichen Zelltheilungen führen, ohne Phragmoplaste nicht gebildet werden, obgleich schon die sonstigen Vorgänge in der Zelle (z. B. bei *Pisum* in zweikernigen Zellen) normal vor sich gehen, lässt es ebenfalls zweckmässig erscheinen, dass in vegetativen, meristematischen Zellen Amitosen, bei welchen doch achromatische Figuren überhaupt nicht gebildet werden, schwer hervorzurufen sind und in der Natur auch kaum vorkommen. Da die Zellen ohne Phragmoplaste nicht Scheidewände zu bilden vermögen, würden mehrkernige, schlauchförmige Zellen entstehen, was natürlich in den meisten Gewebearten nachtheilige Erscheinungen für die Gesammtökonomie der Pflanze zur Folge hätte. Die Frage, warum in der Wurzelspitze die Scheidewände ohne Phragmoplaste nicht vollendet werden können, ist schwierig zu beantworten. Vielleicht könnte das doch am besten auf Grund der Strasburger'schen Kinoplasmatheorie geschehen. Dass es nicht mit einem allgemeinen Zustande der Zelle zusammenhängt, beweist der Umstand, dass z. B. in zweikernigen Zellen von *Pisum sativum*, wenn sich die beiden Kerne theilen und neue Scheidewände sich bilden, der Rest der alten Scheidewandanlage dennoch unvollendet bleibt. Dagegen wird die Scheidewandanlage überall da vollendet, wo sich Phragmoplaste neu bilden können.

Das gilt allerdings bloss für die von uns untersuchten Fälle. Buscalioni[1]) hat nämlich merkwürdige Scheidewandbildungen im Endosperm beschrieben, welche sich wohl ohne Mitwirkung eines Phragmoplasten bilden; sonst bilden sich bei Gefässpflanzen in verschiedenen Fällen an der Oberfläche des Protoplasten Membranen[2]), welche jedoch das Gemeinsame haben, dass dieselben meist von Anfang an im Anschluss an die älteren Membranen entstehen. Und folglich entstehen hier auch neue Plasmahäute in Verbindung mit den schon vorhandenen älteren. Im Phragmoplasten entsteht jedoch die Plasmahaut selbstständig, unabhängig von den schon vorhandenen, und ihr weiteres Wachsthum wird ohne Phragmoplaste auch dann, wenn sie sich mit den vorhandenen schon verbunden haben, nicht ermöglicht. Es handelt sich also

1) L. Buscalioni, Sulla framentazione nucleare seguita della divisione della cellula. Giorn. d. R. Acad. dimed. Torino, 1892.

2) G. Tischler, Entw. d. Endosp. a. d. Samenschale von *Corydalis cava*. Verh. d. Nat. med. Ver. Heidelberg, Bd. 6, 1900.

nicht um ein einfaches Flächenwachsthum der Plasmahäute an bestimmten Orten, vielmehr sind an der Scheidewandbildung specifische Vorgänge betheiligt. Und eben diese treten offenbar gleichzeitig mit dem Phragmoplasten auf und verschwinden auch mit demselben.

Wie zahlreiche andere chemische und physikalische Factoren, beeinflusst auch die Chloralisirung die mitotischen Theilungsvorgänge. Es ist möglich, dass das Chloralhydrat in bestimmten kleinen Dosen die Theilungsfähigkeit fördert; in der von uns angewandten Concentration sistirt es jedoch die Theilungsfähigkeit ein oder hemmt sie wenigstens. Jedoch werden nicht alle Phasen der mitotischen Theilung gleich schnell und gleich stark beeinflusst. Am längsten widerstehen dem störenden Einfluss der Chloralisirung die Phragmoplaste, was besonders aus den Versuchen mit *Allium cepa* ersichtlich ist. In denselben bleiben nämlich am längsten die Fasern erhalten. Und zwar bleiben sie an jenen Stellen am längsten erhalten, wo eben die Zellplatte angelegt wird. Daher zeigen auch die Phragmoplaste im Anfangsstadium der Zellplattenbildung in chloralisirten Wurzeln die zahlreichsten Fasern. Die Fasern werden unter dem Einfluss der Chloralisirung zunächst kürzer, und zwar beginnen sie immer vom Kerne aus zu degeneriren. So verliert schliesslich der Phragmoplast seine Verbindung mit dem Kerne. Ich bemerke hier, dass dies bei einigen Pflanzen auch unter normalen Verhältnissen vorkommt.

Viel weniger widerstehen der Chloralwirkung die metakinetischen Stadien. Ihre achromatischen Fasern degeneriren in ihrem ganzen Verlaufe gleichzeitig. Sie werden zunächst körnig, wie das für einige Fasern auch unter normalen Verhältnissen gilt[1]). Aus den Körnchen bilden sich dann körnige Plasmamassen, die jedoch in chloralisirten Wurzeln nicht lange bestehen bleiben, sondern relativ früh verschwinden. Es kommt nicht zur Bildung von grösseren, rundlichen, nucleolenähnlichen Körperchen, die an Stelle der faserigen Spindel liegen würden, wie ich das bei der Plasmolysirung der Wurzelspitzen von *Vicia faba* gefunden habe[2]).

Am empfindlichsten sind die Stadien der Aequatorialplatte und diejenigen der Spindelbildung. Die polaren Kappen ver-

1) B. Němec, Ueber die karyokinetische Kerntheilung in der Wurzelspitze von *Allium cepa*. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXX.

2) B. Němec, Zur Physiologie der Kern- und Zelltheilung. Botan. Centralbl., Bd. 77, 1899.

schwinden sehr früh ohne Spur, ebenso die achromatischen Fasern der Spindel, solange die Kernmembran noch erhalten ist.

Gleichzeitig mit der Degeneration der Spindelfasern wird auch die normale Bewegung der Chromosomen zu den Polen eingestellt, sowie ihre normale Lagerung während der Aequatorialplatte gestört. Die Chromosomen vollführen während der Metakinesis nicht immer ihre Trennung, sodass zwei Chromosomengruppen entstehen, die durch Chromatinschleifen verbunden bleiben. Oder die zwei Gruppen der Tochterchromosomen nähern sich, statt sich von einander zu entfernen. Die auffallendsten Veränderungen treffen jedoch die Aequatorialplatten. Aus diesen entstehen unregelmässige Chromosomengruppen dadurch, dass einzelne Chromosomen in verschiedenen Richtungen auseinander weichen. Dabei werden die Chromosomen offenbar oft passiv durch die Vacuolen zu den Zellwänden gedrängt. Normale Bewegungen der Chromosomen kehren erst mit dem Erscheinen der achromatischen Fasern zurück.

Ich will das nicht in einen causalen Zusammenhang bringen, etwa nach Art der Muskeltheorie der achromatischen Fasern. Es könnte sich auch hier um Erscheinungen handeln, die zwar gleichzeitig, jedoch unabhängig von einander erscheinen. Oder es kömte sein, dass das Erscheinen der achromatischen bipolaren Spindel ein Symptom von Vorgängen in der Zelle wäre, welche die Bewegungen der Chromosomen zu Stande brächte, ohne dass jedoch die Spindel diese Bewegungen bewirkte. Dass die Spindelfasern und speciell die sog. Mantelfasern nicht die Bewegung der Chromosomen bewirken müssen, scheint mir daraus hervorzugehen, dass bei zahlreichen dikotylen Pflanzen die Nucleolen ebensolche Bewegungen ausführen (meist schon während der Aequatorialplatte), wie später die Chromosomen, ohne dass sie mit achromatischen Fasern verbunden wären. Ausserdem bewegen sich auch andere Körper chen zu den Polen der Theilungsfigur, besonders häufig Amyloplaste, die zum Theile ziemlich grosse Stärkekörner enthalten können. Hieraus lässt sich schliessen, dass sich überhaupt in der sich mitotisch theilenden Zelle Vorgänge abspielen, welche eine Bewegung verschiedener Theile der Zelle an die Pole der Figur — wenn nicht andere Factoren diese Bewegung verhindern — zur Folge haben. Immerhin ist es eine beachtenswerthe Thatsache, dass derartige Bewegungen mit dem Vorhandensein einer bipolaren Spindel zusammenfallen. Wenn man z. B. durch Plasmolyse die achromatischen Fasern zur Degeneration bringt, wo dann in zahlreichen

Zellen nucleolenartige Körperchen im Cytoplasma entstehen[1]), werden diese, wenn sie überhaupt ihre Lage verändern, ganz unregelmässig im Zelllumen vertheilt. Aehnlich verändern vielfach die eben sich reconstruirenden Kerne ihre Lage und Orientirung zur Theilungsachse, wenn die Fasern der Verbindungsspindel zur Degeneration gebracht werden.

Einen sehr interessanten Gedanken hat Fischer[2]) in Bezug auf die Bewegung der Chromosomen ausgesprochen, nämlich „dass das allgemeine Wachsthum des Protoplasmas genügen könnte, um die Chromosomen während der Mitose nach den Tochterkernen zu befördern". Dieser Gedanke kann sehr fruchtbar werden, und es ist möglich, dass thatsächlich in einigen Fällen die Chromosomen oder andere Zellbestandtheile durch das Wachsthum des Protoplasmas von einander entfernt werden können. In zahlreichen Fällen lässt sich jedoch aus einigen Erscheinungen folgern, dass diese Erklärung keine allgemeine Giltigkeit haben kann. Es lässt sich zunächst nicht in allen Fällen nachweisen, dass die Wachsthumsrichtung des Protoplasmas mit der Bewegungsrichtung der Chromosomen übereinstimmt. So z. B. bei den meisten in der antiklinalen Richtung vor sich gehenden Theilungen in der Wurzelspitze. Sehr auffallend ist dies jedoch in chloralisirten Wurzeln, wo in einigen Zellen zwei Theilungsfiguren vorkommen. Die Theilungsrichtungen der beiden Figuren können recht verschieden sein (Fig. 113), und dennoch zeigt die Zelle in dieser Richtung kein stärkeres Wachsthum. Es wäre jedoch möglich, dass dieses in bestimmter Richtung vor sich gehende Wachsthum auf gewisse Theile des Protoplasmas in der Theilungsfigur beschränkt ist, sich somit nicht in dem Gesammtwachsthum des Protoplasmas und der Zelle äussern muss.

Ich habe in einer meiner Arbeiten[3]) darauf hingewiesen, dass dieses localisirte Wachsthum auf jenes Plasma beschränkt werden könnte, welches dann als dicke, körnige Stränge die Chromosomenpaare verbindet. Allerdings muss hervorgehoben werden, dass sich an den Polen der Theilungsfigur verschiedene Cytoplasmabestandtheile ansammeln, welche mit keinen derartigen Plasmasträngen zusammenhängen. Es könnte sein, dass diese Bestandtheile durch

1) In Wurzelspitzen von *Pisum sativum* sind bei meinen neuen diesbezüglichen Versuchen in zahlreichen sich theilenden Zellen nucleolenartige Körperchen nach einer einstündigen Plasmolysirung in 1,5% NaCl erschienen.

2) l. c., p. 256.

3) Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXXIII, p. 329.

dieselben Kräfte an die Pole gebracht werden, wie später die Chromosomen. Dann könnte jedoch die Annahme, dass die Chromosomen durch das Wachsthum von bestimmten Plasmapartien an die Pole gebracht werden, welche als dicke Fasern erscheinen, nicht richtig sein. Die Entscheidung für eine der verschiedenen Möglichkeiten könnte hier bloss subjectiv ausfallen.

Wenn die Chloralisirung die normalen Bewegungen der Chromosomen, sowie einige andere Vorgänge vorübergehend sistirtt, so wirkt sie auf die Reconstruction der Zellkerne höchstens verzögernd. Man findet nach einer einstündigen Chloralisirung Chromosomen bloss in einigen Aequatorialplatten in metakinetischen und in solchen Diasterstadien, wo die Chromosomen noch weit auseinander gespreizt sind. Sonst findet man nur reconstruirte Kerne. Auf diese Weise können, da die Zellplattenbildung eingestellt wurde, zweikernige Zellen ohne Spur einer Scheidewandanlage entstehen.

Auch einige Aequatorialplatten werden durch die Chloralisirung zur rückwärts gehenden Reconstruction zu Kernen gebracht. Es scheint mir, dass es Aequtorialplatten sind, deren Chromosomen noch nicht gespalten waren. Die übrigen Aequatorialplatten bewahren ihre individualisirten Chromosomen, an welchen meist eine stattgefundene Spaltung zu beobachten ist. Nach der Chloralisirung, wenn in den Wurzeln die normale Theilungsfähigkeit zurückkehrt, können sich diese Chromosomen in der Zelle unregelmässig vertheilen, wobei besonders bei *Pisum* leicht zu beobachten ist, dass sie Vierergruppen bilden. Es waren dies ursprünglich längsgespaltene Chromosomen, und ich erkläre mir das Entstehen der Vierergruppen so, dass sich bei der Wiederkehr der normalen Theilungsfähigkeit die Tochterchromosomen nochmals spalten, jedoch senkrecht auf die vorige Spaltungsebene. Die Zelle überspringt gewissermassen die Stadien von einer Metakinesis bis zur Aequatorialplatte der Tochterkerne und schreitet sofort zur nochmaligen Spaltung der Chromosomen. Wir hätten hier also einen ähnlichen Fall, wie ihn nach Strasburgers Schilderung die erste Theilung in den Sporenmutterzellen nach der Reduction vorstellt. Auch hier folgen zwei Längsspaltungen während einer Theilung schnell auf einander. Nach Strasburger liegt die Ursache dieser Erscheinung in der vorhergehenden Reduction. In unserem Fall liegt die Ursache in der Einstellung der normalen Theilungsvorgänge durch die Chloralwirkung.

Wie wir gesehen haben, hält die Veränderung einzelner Theilungsvorgänge noch eine Zeit lang nach der Chloralisirung an.

Dann kehren allmählich die normalen Vorgänge zurück. Jedoch haben wir bei *Vicia faba* sowie bei *Allium cepa* gesehen, dass hierauf nochmals die normalen Theilungsvorgänge vorübergehend eingestellt, gehemmt oder verändert werden, und erst dann kehren die normalen Theilungsvorgänge definitiv zurück. Ob in der ersten Wiederkehr der normalen Theilungsvorgänge eine vorübergehende, autoregulative Reaction auf die vorgehende Hemmung durch das Chloral zu sehen ist, oder ob die hiernach erfolgende, neue Hemmung der Theilungsvorgänge auf irgend welche giftige Wirkungen der Zersetzungsproducte des in die Zellen eingedrungenen Chloralhydrats zurückzuführen ist, weiss ich nicht zu entscheiden.

Als erstes Anzeichen der wiederkehrenden normalen Theilungsvorgänge ist die Neubildung der achromatischen Spindeln anzusehen. Diese sind zunächst faserarm, besonders auffallend z. B. da, wo es sich um die Neubildung einer Verbindungsspindel zwischen schon reconstruirten Kernen, wie bei *Vicia faba*, handelt. Auch bei *Pisum* sind in den ersten Mitosen nach der Chloralisirung die Fasern in den Spindeln sehr spärlich; dennoch werden die meisten Theilungen normal ausgeführt.

In einigen Zellen kehren jedoch normale Theilungsvorgänge überhaupt nicht zurück. So zunächst in Aequatorialplatten, deren Chromosomen in der Zelle unregelmässig vertheilt werden. Dann können sich entweder mehrere Kerne von verschiedener Grösse bilden, oder es entsteht ein unregelmässig geformter, grosser Kern. Im ersten Falle kann man beobachten, dass schon aus einem einzigen Chromosom ein kleiner Kern entstehen kann, der auch seinen Nucleolus besitzt. Die Kerne werden entweder nicht durch Scheidewände von einander getrennt (bei *Pisum*, theilweise bei *Vicia*), oder es entstehen zwischen ihnen Scheidewände, und die Mutterzelle zerfällt in mehrere Zwergzellen von verschiedener Grösse *(Allium*, theilweise auch *Vicia)*. Die Scheidewände verlaufen ganz unregelmässig. Derartige Vorgänge erinnern lebhaft an jene, welche bei einigen Pflanzen bei der Pollenbildung vorkommen, und welche besonders von Juel an *Hemerocallis*[1]) eingehend untersucht wurden. Sie beweisen, dass auch in einer vegetativen Zelle eine simultane Vielkern- und Vielzellbildung vorkommen kann. Weiter, dass die Chromosomen die eigentlichen Kernanlagen vorstellen. Weiter,

1) H. O. Juel, Die Kerntheilungen in den Pollenmutterzellen v. *Hemerocallis* etc. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXX, 1897, p. 51.

dass an der Bildung eines Kernes eine wechselnde Anzahl von Chromosomen theilnehmen kann, so dass schon ein einziges Chromosom einem Kerne Ursprung geben kann. Während jedoch bei der Pollenbildung je nach der Grösse des Zellkernes auch eine verschieden grosse Zelle entsteht, gilt in chloralisirten Wurzelspitzen keine solche Regel. Ja es entstehen auch kernlose Zellen. Ich habe bei *Allium* beobachtet, dass in der Mutterzelle auch Theile durch Scheidewände separirt werden können, welche keinen Kern enthalten. Das hängt damit zusammen, dass der Phragmoplast nicht zwischen zwei Kernen liegen muss. Das weitere Schicksal der kernlosen Zellen habe ich nicht feststellen können. Sie kommen überhaupt selten vor. In den Zwergzellen beobachtete ich keine weitere Theilung.

Weiter entstehen häufig Kerne von abnormer Grösse und Form aus metakinetischen Stadien, bei denen die beiden Tochterkernanlagen durch Chromatinschleifen verbunden oder nach der Degeneration der Spindelfasern gegen einander gerückt sind. Man kann alle Uebergangsstadien der Reconstruction von Kernen aus derartigen Chromosomengruppen beobachten. Es entstehen Kerne, welche sich scheinbar aus mehreren kleineren bilden oder in solche zerfallen, sodann beutel- oder sanduhrförmige, weiter vielfach eingeschnürte Kerne, welche leicht, wenn man nicht durch Combination von Uebergangsstadien ihre wahre Natur wahrscheinlich machen könnte, zu verschiedenen irrthümlichen Deutungen Anlass geben könnten. An solchen Kernen kann sich dann nachträglich auch ein Phragmoplast bilden, der jedoch an einer Seite auch ganz frei endigen kann (d. h. er steht an dieser Seite in keiner Beziehung zu irgend welchem Kern), und es kann auch eine Scheidewand angelegt werden. Soweit ich das an meinen Präparaten feststellen konnte, können solche Scheidewände auch vollendet werden.

Merkwürdig sind hantelförmige oder überhaupt durch ein langes, ziemlich dünnes Verbindungsstück zusammenhängende Kerne in Zellen, welche schon Scheidewandanlagen enthalten. Dieselben sind offenbar dadurch zu Stande gekommen, dass die Tochterkernanlagen durch eine Chromatinschleife verbunden blieben, wie das auch unter normalen Verhältnissen vorkommen kann. Da wird jedoch dieses Verbindungsstück später zerrissen, in chloralisirten Wurzelspitzen nicht. Dennoch wird die Scheidewand angelegt, und es beweist dieser Umstand, dass eine Scheidewandbildung nicht an eine wirklich stattgefundene Theilung des Zellkernes gebunden

ist. Dass die Scheidewandanlage noch nach der Reconstruction der Chromosomen zu einem hantelförmig ausgezogenen Kerne gewachsen ist, beweisen Figuren, wo das Verbindungsstück um den Rand der Scheidewandanlage bogenförmig verläuft (Fig. 18). Das Verbindungsstück wurde hier offenbar durch das Wachsthum der Scheidewand ausgezogen. Somit ist auch das weitere Wachsthum der Scheidewand unabhängig von dem Umstande, ob der Zellkern wirklich getheilt ist oder nicht. Man könnte diesen Fall auch so erklären, dass hier der Kern amitotisch sich theilt, und zwar nach Art der Diaspase, dass sich auch eine Scheidewand bilde und durch ihr Wachsthum das Verbindungsstück der Tochterkerne ausziehe und biege. Das kann jedoch nicht richtig sein, denn derartige Kerne zeigen häufig noch Spuren der unlängst stattgefundenen Reconstruction aus Chromosomen, wie man ja überhaupt Uebergangsstadien bis zu Chromosomengruppen findet.

Es wurde eben bemerkt, dass Phragmoplaste entstehen, welche nur an einem Pole mit dem Kerne zusammenhängen. Ja ich habe bei *Allium* Gebilde beobachtet, welche ganz frei im Cytoplasma sich befanden, ohne irgend welche Beziehungen zu den Kernen aufzuweisen (Fig. 147, 149). Auch diese Gebilde sind wohl als Phragmoplaste zu deuten. Ausserdem haben wir in chloralisirten Wurzeln von *Allium* Phragmoplaste am Rande der Scheidewandanlage beobachtet, welche deutlich faserig waren, jedoch aus sehr kurzen Fasern bestanden, die überhaupt nicht die Tochterkerne erreichten (Fig. 131). Es ist interessant, dass in mehreren Fällen auch unter normalen Verhältnissen Phragmoplaste beobachtet wurden, deren Fasern nicht die Kerne erreichten. Ich schliesse aus meinen Beobachtungen, das die Phragmoplaste topographisch unabhängig vom Kerne entstehen und auch fungiren können. Sie präsentiren sich als transitorische, jedoch selbständige Organe, welche zur Scheidewandbildung wenigstens unter normalen Verhältnissen eine innige Beziehung aufweisen. Von solchen Phragmoplasten, welche durch ganz kurze Fäserchen am Rande der wachsenden Zellplatte gebildet werden, ohne mit den Kernen zusammenzuhängen oder irgend welche Beziehung zu denselben aufzuweisen, bis zu einem Randwachsthum der Scheidewandanlagen ohne Phragmoplasten ist wohl nur ein Schritt. Thatsächlich wird ein solches für
e Pflanzen für einige Fälle, z. B. von Buscalioni (l. c.), an-
en. Es bleibt jedoch zu untersuchen, unter welchen Umständen
be überhaupt möglich ist, denn sonst ist die Scheidewandbildung

(abgesehen von der Membranbildung an der Oberfläche des Protoplasmas) bei den Gefässpflanzen und wohl auch bei den Moosen und Characeen an die Phragmoplaste gebunden.

Bei der Wiederkehr der Theilungen in chloralisirten Zellen tritt als erstes Anzeichen der Spindelbildung in einigen Zellen ein hyaliner Hof um den Kern herum, auf, und es erscheinen dann auch multipolare Spindelanlagen. Aehnlich lassen sich auch in mit Benzoldämpfen behandelten Wurzelspitzen multipolare Spindelanlagen beobachten[1]). In anderen Zellen erscheinen jedoch die normalen Kappen an zwei gegenüber liegenden Seiten des Zellkernes.

Wir haben gesehen, dass durch die Chloralisirung zahlreiche zweikernige Zellen entstehen. In einigen Fällen, z. B. theilweise bei *Vicia faba*, können zwischen den beiden Kernen Phragmoplaste gebildet werden, in anderen jedoch werden zwischen denselben keine Scheidewände gebildet. Die Kerne liegen ursprünglich ein wenig von einander entfernt, im weiteren nähern sie sich jedoch, bis sie sich dicht aneinander legen. Daran lässt sich, wenn man die nach einander fixirten Stadien vergleicht, nicht zweifeln. Oft drücken sich die Kerne so aneinander, dass sie an der Berührungsfläche stark abgeflacht sind, und sie können in solchen Stadien, wie schon hervorgehoben wurde, leicht Diatmesen vortäuschen. Interessant sind Beobachtungen an *Allium*, wo die Kerne, so lange sie nicht einander anliegen, an der einander zugekehrten Seite pseudopodienartige Fortsätze aussenden. Legen sie sich dann aneinander, so verschwinden diese Fortsätze, und die Kerne nehmen normale Formen an.

Die Bewegungen der Kerne auf einander zu könnten auf verschiedene Weise zu Stande kommen. Die Kerne könnten zunächst durch Plasmabewegungen passiv zu einander gebracht werden. Oder sie bewegen sich activ gegen einander. Hierauf würden die amöbenartigen Fortsätze deuten. Doch ist es auch möglich, dass die Bewegungen durch eine Wechselwirkung zwischen den beiden Kernen und dem Cytoplasma bewirkt werden. Die Anwesenheit von zwei Kernen in einer Zelle löst offenbar in der Zelle Vorgänge aus, welche zu der erwähnten Bewegung führen. Allerdings gilt das nicht für alle Fälle. Gerasimoff[2]) hat in zwei- oder mehr-

1) Blažek, l. c.

2) J. J. Gerasimoff, Ueber die Lage und Function des Zellkerns. Bull. des Natur. de Moscou, 1899.

kernigen Zellen von *Spirogyra* ganz andere Verhältnisse festgestellt. Ebenso müssen in jenen Algen- und Pilzzellen, welche normaler Weise mehrkernig sind, andere Verhältnisse herrschen. Bei den höheren Pflanzen kommen jedoch unter normalen Verhältnissen ebenfalls mehrkernige Zellen vor, z. B. in Milchröhren oder jenen Zellen, aus welchen sich bei den Diascoreaceen Gefässe entwickeln[1]), ohne dass es zu einer Anhäufung und eventuellen Verschmelzung von Kernen kommt. Die Kerne sind hier ziemlich regellos in den langen Zellen vertheilt.

Bei *Allium* verschmelzen die Kerne nicht, sondern bleiben, soweit ich das verfolgen konnte, bloss einander angedrückt. Hingegen sprechen zahlreiche Gründe, welche ich hier nicht noch einmal anzuführen brauche, dafür, dass bei *Vicia* und *Pisum* in den zweikernigen Zellen die Kerne verschmelzen. In einigen Fällen konnten wir eine Verschmelzung von zwei Kernanlagen im Stadium der Anaphasis direct beobachten. Durch derartige Verschmelzungen, welche ich bei *Vicia* schon früher in Wurzelspitzen, die mit $CuSO_4$ behandelt wurden, beobachtet habe, wird relativ grossen Kernen Ursprung gegeben.

Unsere Beobachtungen haben weiter ergeben, dass auch mehr als zwei Kerne verschmelzen können. Bei *Pisum* entstehen aus den unregelmässigen Chromosomenhaufen zuweilen mehrere Kerne von ungleicher Grösse, und diese verschmelzen höchst wahrscheinlich. Denn nach einer bestimmten Zeit giebt es keine vielkernige Zellen mehr, ausserdem lässt sich nie eine Scheidewandbildung zwischen einzelnen Kernen (wie das bei *Vicia* und *Allium* der Fall ist) beobachten.

Diese Resultate stehen in einem auffallenden Einklang mit den Beobachtungen von O. und R. Hertwig (Jen. Zeitschr. f. Naturw., Bd. 20, 1887). Diese Autoren haben den Einfluss von Chloralhydrat und Chininsulfat — neben anderen Stoffen — auf befruchtete Eier von Echinodermen untersucht und konnten ebenfalls eine Destruction der achromatischen Fasern beobachten. Aus den Chromosomen waren kleine, bläschenförmige Kerne von ungleicher Grösse entstanden, welche nach dem Uebertragen der Eier in normale Verhältnisse verschmolzen und einen einzigen, grossen Kern bildeten.

---

1) Pirotta, Buscalioni, Sulla presenza di elementi vascolari multinucleati nelle Dioscoreaceae. Ann. d. R. Ist. botan. di Roma, Vol. VII, 1898.

Auch bei höheren Pflanzen kommen normal Kernverschmelzungen in vegetativen Zellen vor und zwar im Endosperm einiger Pflanzen[1]). In unserem Fall handelt es sich um meristematische, vegetative Zellen, welche sonst einkernig sind, und es ist möglich, dass in dem ganzen Process ein autoregulativer Vorgang zu sehen ist, der den Zweck hat, die zweikernigen Zellen wieder einkernig zu machen, wenn das nicht durch die Bildung einer Scheidewand möglich war. Dass ein derartiger Vorgang in ungegliederten Milchröhren oder jenen schlauchförmigen Zellen der Dioscoreaceen, welche ebenfalls mehrkernig sind, nicht erscheint, spricht nicht gegen unsere Erklärung. Man hat es hier nämlich mit sehr langen Zellen zu thun, für welche es, ähnlich wie für die vielkernigen Characeenzellen, vortheilhaft sein kann, wenn die Kernsubstanz in der Zelle gleichmässig vertheilt ist. Einen ähnlichen Zweck hat höchst wahrscheinlich die auffallende Verlängerung des Kernes in langen Zellen, besonders im Gefässbündel, sowie auch die fadenförmigen Kerne, wie dieselben Molisch[2]) beschreibt. In den vielkernigen Zellen der Dioscoreaceen liegen ausserdem Zellen vor, welche sehr früh in den Dauerzustand übergehen. Hingegen muss es für die meristematischen Zellen wichtig sein, womöglich früh wieder einkernig zu werden. Die zwei relativ grossen Kerne in einer relativ kleinen Zellen hätten keinen Sinn, auch ist der Zelle, wenn sie keine Scheidewand bilden kann, kein anderes Mittel gegeben, als das einer Kernverschmelzung, um wieder einkernig zu werden. Natürlich bekommt dadurch die Zelle wieder einen abnorm grossen Kern, worüber wir noch weiter sprechen werden.

Es ist möglich, dass die Vorgänge, welche in unseren meristematischen Zellen eine Kernverschmelzung bewirken, dieselben sind, wie in verschmelzenden Geschlechtszellen, oder im Embryosack bei der Verschmelzung der beiden Polkerne und auch des zweiten männlichen Kernes. Noch mehr Aehnlichkeit mit unseren Kernverschmelzungen haben jene, welche im Ascus und in der Basidie vor sich gehen. Nun ist es sicher, dass es sich in unserem Falle um keinen Geschlechtsakt[3]) handelt, ebenso wie das nicht bei den Kernverschmelzungen in Endospermzellen der Fall ist. Man könnte hieraus schliessen, dass es sich ähnlich nicht überall da,

---

1) Tischler, l. c., E. Strasburger, Das botan. Practicum, 3. Aufl., p. 619; A. Ernst, Flora, Bd. 88, 1901, p. 61; vgl. auch H. Schnegg, Flora, Bd. 90, p. 205.

2) H. Molisch, Ueber Zellkerne besonderer Art. Botan. Ztg. 1899.

3) d. h. es verschmelzen nicht wirkliche Geschlechtskerne.

wo Kernverschmelzungen vorkommen, um einen Geschlechtsakt handeln muss. Hingegen darf man nicht vergessen, dass die Kernverschmelzung sicher irgend welche physiologische Folgen haben muss[1]), und wenn diese Folgen der Kernverschmelzung das Wesentliche ausmachen, auf das der Geschlechtsact hinzielt, so könnten nach der Verschmelzung der vegetativen Kerne in einer meristematischen Zelle ähnliche Folgen erscheinen, wie in einer befruchteten Eizelle oder in einer Zygote. Durch derartige Kernverschmelzungen könnte unter Umständen dann die eigentliche Geschlechtsverschmelzung gewissermassen ersetzt werden. Soviel ist sicher, dass auch in rein vegetativen, meristematischen Zellen Kernverschmelzungen vorkommen können, und zwar können nicht nur Tochterkerne, sondern auch Enkelkerne verschmelzen, wie wir das in einigen Zellen gesehen haben, die zwei Theilungsfiguren enthielten.

Die unmittelbar zu beobachtende Folge einer Verschmelzung von zwei Geschlechtskernen ist die Erscheinung einer doppelten Chromosomenzahl bei der darauf folgenden, mitotischen Kerntheilung. Dasselbe konnten wir auch in vegetativen, meristematischen Zellen feststellen, welche einen aus zwei verschmolzenen Kern enthalten. Die mitotischen Theilungen derartiger Zellen gehen sonst in ganz normaler Weise vor sich; sie besitzen jedoch eine doppelte Chromosomenzahl. Es gilt also für unseren Fall dasselbe, was für die Verschmelzungen der Geschlechtskerne Regel ist: Der aus zwei Kernen verschmolzene Kern hat die Fähigkeit, eine doppelte Anzahl von Chromosomen zu bilden. Es ist nicht nöthig, eine Individualität und Persistenz der Chromosomen auch im ruhenden Kerne anzunehmen, es genügt die Annahme, dass zum wesentlichen Charakter eines Kernes die Fähigkeit gehört, eine bestimmte Anzahl von Chromosomen zu bilden. Diese Zahl hängt mit der Zahl der Chromosomen, aus welchen sich ein Kern während der Anaphasis reconstruirt hat, zusammen[2]). Es ist durch unsere Ver-

1) J. J. Gerasimoff, Ueb. d. Einfl. d. Kerns etc. Bull. Soc. Im. Nat. de Moscou 1901.

2) Ich schliesse das, wenn man die normalen Verhältnisse nicht als Beweis annehmen will, aus zwei Thatsachen: In einer Wurzelspitze von *Allium cepa* beobachtete ich hyperchromatische Theilungen, wo sich dann Reihen von grosskernigen Zellen bildeten, welche bei ihrer Theilung wiederum als hyperchromatisch erschienen. Durch Einwirkung von Benzoldämpfen auf Wurzeln von *Pisum* werden simultane Vieltheilungen in einigen Zellen erzielt, wo Kerne aus einer kleineren Anzahl von Chromosomen als unter normalen Verhältnissen gebildet werden. In den seltenen Fällen, wo dann solche Kerne weitere Theilungen aufwiesen, zeigten sie eine kleinere Chromosomenzahl als normale Theilungen.

suche festgestellt worden, dass diese Fähigkeit nicht durch die Kernverschmelzung verloren geht, d. h. der neue Kern hat die Fähigkeit, so viel Chromosomen zu bilden, wie die Kerne, aus welchen er entstanden ist, zusammen producirt hätten, wenn sie nicht verschmolzen wären. Man könnte, wenn derartige Kernverschmelzungen durch äussere Eingriffe direct oder indirect erzielt werden, in der Modification der Chromosomenzahl, die doch auf eine bestimmte Eigenschaft des Zellkernes hinweist, auch von einer Vererbung von erworbener Eigenschaft sprechen, denn die Theilungen mit einer modificirten Chromosomenzahl können sich mehrmals wiederholen. Aber wir haben besonders bei *Pisum* gesehen, dass allmählich Kerntheilungen mit einer doppelten Chromosomenzahl in der Wurzelspitze verschwinden, und man z. B. in Wurzelspitzen von *Pisum*, welche 42 Stunden nach der Chloralisirung fixirt wurden, keine Theilungen mit doppelter Chromosomenzahl mehr findet. Man könnte diese Erscheinung zunächst auf diese Weise erklären: Bekanntlich kommen am Vegetationspunkt ziemlich selten (sicher viel seltener als in der hinteren, meristematischen Zone der Wurzelspitze) Kern- und Zelltheilungen vor. Daher wird hier selten eine Gelegenheit geboten, durch die Chloralisirung zweikernige Zellen und weiter einen Kern, der aus zweien verschmolzen wäre, zu erhalten. Die Nachkommen aller Zellen, welche vor oder hinter den Initialen, die den eigentlichen Vegetationspunkt ausmachen, liegen, können mit der Zeit aus der meristematischen in die Streckungszone, dann ins Dauergewebe übertreten und so aus dem meristematischen Theile der Wurzelspitze verschwinden. Da bei der seltenen Anzahl der Theilungen in den Initialen in den meisten Wurzelspitzen die zweikernigen Zellen hinter denselben gebildet werden, so können alle Nachkommen der ursprünglich zweikernigen Zellen allmählich aus dem meristematischen Theile der Wurzelspitze in die hintere Streckungs- und Dauerzone übertreten. Es ist möglich, dass mir eben nur solche Fälle zu Gesicht gekommen sind. — Oder es verlieren die zweikernigen Zellen, auch wenn es eben Initialen sind, wegen ihrer geringeren Theilungsfähigkeit nach der Chloralisirung, die Function der Initialen, und normale Nachbarzellen nehmen dieselbe auf. Es ist dies deshalb möglich, weil sowohl bei *Pisum* als auch bei *Vicia* der Vegetationspunkt durch ein mehrschichtiges Transversalmeristem gebildet wird, in welchem die Initialen leicht verlegt werden könnten.

Die dritte Möglichkeit wäre die, dass ähnlich wie in Sexualelementen auch in vegetativen Zellen mit doppelwerthigen Kernen eine Reduction eintreten könnte und zwar so, dass in einem gewissen Stadium autoregulativ eine auf die Hälfte reducirte Chromosomenzahl gebildet würde. Es ist sehr schwierig, den Beweis zu erbringen, dass dies wirklich in den chloralisirten Wurzeln geschieht, denn man kann die Reduction nicht direct beobachten, und zur Feststellung einer hetero- und homöotypischen Theilung, die nach Strasburger's Meinung auf eine Reduction folgen, sind die von mir untersuchten Pflanzenarten sehr wenig geeignet. Ich konnte nur für *Pisum* Fälle anführen, welche eine stattgehabte Reduction wahrscheinlich machen können. In einigen Zellen, in welchen man nach allen sonstigen Anzeichen eine Theilungsfigur mit doppelter Chromosomenzahl erwarten könnte, gab es je eine Figur mit der normalen Chromosomenzahl. Ich meine, diese Fälle machen eine Reduction der Chromosomen recht wahrscheinlich.

Wir haben hier also im vegetativen Gewebe, in meristematischen Zellen, dieselben Vorgänge, welche sonst mit der Entwickelung der Sexualproducte und mit der Befruchtung zusammenhängen. Man könnte schliessen, dass die Fähigkeit zur Kernverschmelzung und zur gesetzmässigen Modification der Chromosomen eigentlich allen normal einkernigen Zellen zukomme, dass aber diese Fähigkeit unter normalen Verhältnissen bloss bei der geschlechtlichen Fortpflanzung sich zu äussern Gelegenheit habe. Andererseits kann zuweilen durch besondere Umstände ein atypisches Verhalten der Zellen verursacht werden, sodass sich z. B. die Kernverschmelzung nicht äussert, obschon zweikernige Zellen vorhanden sind, und die Kerne sich dicht aneinander legen. Das war z. B. in Wurzelspitzen von *Pisum* der Fall, welche mit 1% $CuSO_4$ eine Stunde lang behandelt worden waren. Es bildeten sich dann zahlreiche zweikernige Zellen, die Kerne legten sich aneinander, aber eine Kernverschmelzung konnte nicht beobachtet werden. Offenbar hat die Kupfersulfatlösung die Zellen stark beschädigt, sodass pathologische Zustände in der Zelle resultirten, unter welchen es nicht zu einer Kernverschmelzung kam. Aehnliche Resultate ergaben Versuche über die Einwirkung von Chlornatriumlösungen[1]). Weiter scheint es mir, dass in älteren Zellen, welche dem Dauerzustand schon nahe sind, ebenfalls nicht immer Kernverschmelzungen ein-

1) Die Versuche werden fortgesetzt, und ich werde später über dieselben berichten.

treten. Wenn daher in einigen Fällen Zellen, welche unter normalen Verhältnissen einkernig sind und durch äussere Eingriffe mehrkernig geworden sind, keine Kernverschmelzung zeigen, so kann der pathologische Zustand der Zelle Schuld daran sein.

Zum Schluss will ich nochmals auf die Frage eingehen, ob die achromatischen Differenzirungen der mitotischen Theilungsfiguren Artefacte sind oder nicht[1]), und speciell, ob sich die von uns beobachteten Figuren mit der von Fischer gegebenen Erklärung der Entstehungsweise der achromatischen Spindeln vereinigen lassen. Fischer ist es gelungen, durch die Einwirkung von verschiedenen Fixirungsmitteln auf Hollundermark, das mit Eiweisskörpern injicirt wurde, um die Kernreste deutliche Strahlungen hervorzubringen, welche in Zellen, die zwei oder mehr Kernreste enthalten, „Verbindungsspindeln" bilden können. Diese Strahlungen entstehen durch Ausfällung des Eiweisskörpers, wobei der Kernrest zur Fällung der Fasern einen bestimmten Anlass giebt, indem er als Strahlenwecker wirkt, ähnlich wie ein Staubtheilchen eine übersättigte Salzlösung zur Krystallisation bringt. In solchen Fällen handelt es sich um sog. Fremdstrahlungen; andererseits können Strahlungen auch um die Diffusionszone eines Fällungsmittels entstehen (Selbststrahlung). Es ist sicher, dass die Selbststrahlungen Artefacte sind; von allen Erscheinungen, die mit wirklichen Theilungsfiguren und Strahlungen verglichen wurden, haben sie jedoch mit denselben die geringste Aehnlichkeit. Auch die Fremdstrahlungen im Hollundermark sind wahrscheinlich Artefacte, welche jedoch physikalisch noch nicht genügend in ihren Ursachen geklärt sind[2]). Fischer meint (p. 228), dass man zugestehen werde, dass auch der Bau und der Verlauf der histologischen Strahlen so vollkommen mit seinen künstlichen übereinstimme, dass diese letzteren sicher höher als eine nur rein äusserliche Nachahmung geschätzt

---

1) Dass die Chromosomen an sich keine Artefacte sind, ist sicher. Allerdings wird ihre Structur durch verschiedene Fixirungsmittel verschiedenartig fixirt, und hier können wohl Artefacte zu Stande kommen.

2) Fischer beschreibt in den Markzellen einiger Pflanzen (bes. von *Sambucus nigra*) den Kernrest, ohne über seine Lage näheres zu berichten. Dieser schwebt wohl nicht im Centrum der Zelle, und es wäre möglich, dass er hier durch Reste von Cytoplasmafasern gehalten wird. Es wäre auch möglich, dass diese bei der Entwickelung der „Fremdstrahlungen" mitwirken. Hingegen sind Strahlungen um die Bläschen aus Niederschlagsmembranen sicher Artefacte.

werden dürfen. „Man wird — mit vollem Recht — die Entwickelung der histologischen Strahlungen mit der künstlichen im Hollundermark sehr wohl vergleichen und eine principielle Uebereinstimmung feststellen dürfen" (p. 226).

Demgegenüber möchte ich hier, wie ich das schon früher gethan habe (Beitr. z. wiss. Botan., Bd. IV, p. 41), bemerken, dass z. B. die Theilungen im vegetativen Gewebe der Gefässpflanzen mit Fischer's künstlichen Figuren äusserst wenig gemeinsames haben. Die Spindel entwickelt sich ohne Spur eines Weckers meist als ein Ellipsoid oder eine Kugel, an deren Oberfläche die ersten Fasern meridional verlaufen, also gebogen sind. In anderen Fällen convergiren sie in den Polkappen an mehreren Stellen, an welchen man umsonst nach Körperchen sucht, die als Wecker dienen könnten, oder die Spindelfasern verlaufen schliesslich streng parallel vom Kerne an den Polen aus. Sollte hier der Kern als Strahlenwecker dienen, so wäre zu erwarten, dass an seiner ganzen Oberfläche sich Fasern entwickeln würden. Für den streng parallelen Verlauf der Fasern giebt da die Ausfällungshypothese keine Erklärung. Auch die Erklärung, dass an den Polen aus dem Zellkerne ein Stoff diffundirt, welcher eine Ausfällung zu bewirken im Stande ist, trifft sicher nicht bei den Theilungen im vegetativen Gewebe zu. Denn dann wären doch an den Polen radiäre Strahlungen zu erwarten, die man doch nicht findet.

Was die Verbindungsspindeln betrifft, so haben zwar die von Fischer erzielten Figuren mit den wirklichen Theilungsfiguren etwas Aehnlichkeit. Seine Figuren mit drei Strahlungsweckern (p. 222, Fig. 13*d*) sind unseren Figuren 115, 118 nicht unähnlich. Aber warum bleiben zwischen den Enkelchromosomengruppen in Zellen mit zwei Theilungsfiguren die Verbindungsfasern aus, sodass bloss die Schwesterkernanlagen durch Fasern verbunden werden? Sollten Fasern am Strahlenwecker immer neu entstehen können und die alten vergehen, so giebt es hier keinen Grund, weshalb nicht alle vier Chromosomengruppen durch Spindelfasern verbunden sind. Weiter giebt es in einigen solchen Zellen unvollständig gebliebene Scheidewandanlagen. Sollten vielleicht in den Phragmoplasten diese als Strahlenwecker dienen, so ist man berechtigt zu fragen, warum auch in Zellen mit zwei Theilungsfiguren und einer alten Scheidewandanlage an dieser keine Fasern entstanden sind? (Fig. 70, 114). Weiter wären durch Fischer's Hypothese auch die phragmoplastenlichen Gebilde, welche ganz frei im Cytoplasma entstehen

(Fig. 147), kaum zu erklären. Ihnen fehlen Strahlenwecker sowie Gebilde, aus welchen ein ausfällender Stoff diffundiren könnte, vollkommen.

Gegen die Deutung, dass die Phragmoplastenfasern durch Diffusion gewisser Stoffe aus den Tochterkernen an den einander zugekehrten Polen ausgefällt werden, kann folgendes angeführt werden: In chloralisirten Wurzeln verschwinden zunächst die Spindeln und zwar auch in Stadien, wo sich die Tochterkerne eben reconstruirt haben. An den Kernen lässt sich aus der Anordnung der Chromatinelemente leicht ihre ursprüngliche Orientirung (in Bezug auf die Theilungsachse) erkennen. Durch die Chloralisirung werden in den Zellen Verhältnisse zu Stande gebracht, bei welchen die Tochterkerne ihre ursprüngliche Orientirung verlieren. Nun kehrt die Spindelbildung (bei *Vicia*) zurück, und die Fasern werden nicht an den Kernpolen gebildet, welche ursprünglich einander zugekehrt waren, und wo man annehmen könnte, dass die Diffusion von ausfällenden Stoffen, wie früher, auch jetzt am leichtesten vor sich gehen werde. Die Verbindungsspindel entsteht an den jeweilig einander zugekehrten Polen der Tochterkerne.

Ich folgere daher, dass die von Fischer gegebene Erklärung, dass es sich bei den achromatischen Spindeln um Producte einer vitalen Fremd- und Selbststrahlung handeln könnte, nicht richtig sein kann. Dass dieselben nicht bei der Fixirung entstehen müssen, geht doch sicher aus Strasburger's und Shibata's[1]) Beobachtungen an *Monotropa* hervor. Dass sie nicht durch Diffusion von ausfällenden Stoffen aus den Zellkernen beim Absterben der Zellen entstehen, scheint mir ebenfalls sicher zu sein. Man kann durch starke Chloroformirung die Kerne zum Platzen bringen, wobei aus den Kernen sicher Stoffe in das Cytoplasma austreten, und dennoch entstehen keine Strahlungen. Zuweilen tritt nur ein ganz kleiner Tropfen aus dem Kern aus, und doch bewirkt er weder eine Selbststrahlung noch wirkt er als Wecker zu einer Fremdstrahlung. Man könnte jedoch meinen, dass in solchen Fällen entweder im Cytoplasma keine ausfällbaren, oder im Kerne keine ausfällenden Stoffe vorhanden sind. Da für diese Annahme keine concreten Thatsachen sprechen, so würde man sich bei ihrer Acceptirung auf ein ganz hypothetisches Feld begeben. Einige Thatsachen sprechen jedoch direct gegen die besprochene

1) E. Strasburger, Bot. Ztg. 1900, No. 19, 20, p. 300. Shibata, Flora. Bd. 90, p. 65.

4. Es können auch kernlose Zellen entstehen, wobei der Phragmoplast ganz selbstständig entstehen oder selbstständig (topographisch) fungiren kann.

5. Die Theilungen mit doppelter Chromosomenzahl verschwinden allmählich aus der Wurzelspitze; wahrscheinlich kommt dabei auch eine Reduction der Chromosomenzahl vor.

6. Für das Vorkommen von amitotischen Kerntheilungen konnte in den chloralisirten Wurzeln kein sicheres Zeugniss gefunden werden. Es kommen zwar sehr häufig Figuren vor, die ein solches vortäuschen können, sie lassen sich jedoch aus eingestellten oder modificirten mitotischen Theilungen ableiten.

Prag, Pflanzenphysiologisches Institut der k. k. böhmischen Universität.

Druck von E. Buchbinder in Neu-Ruppin.

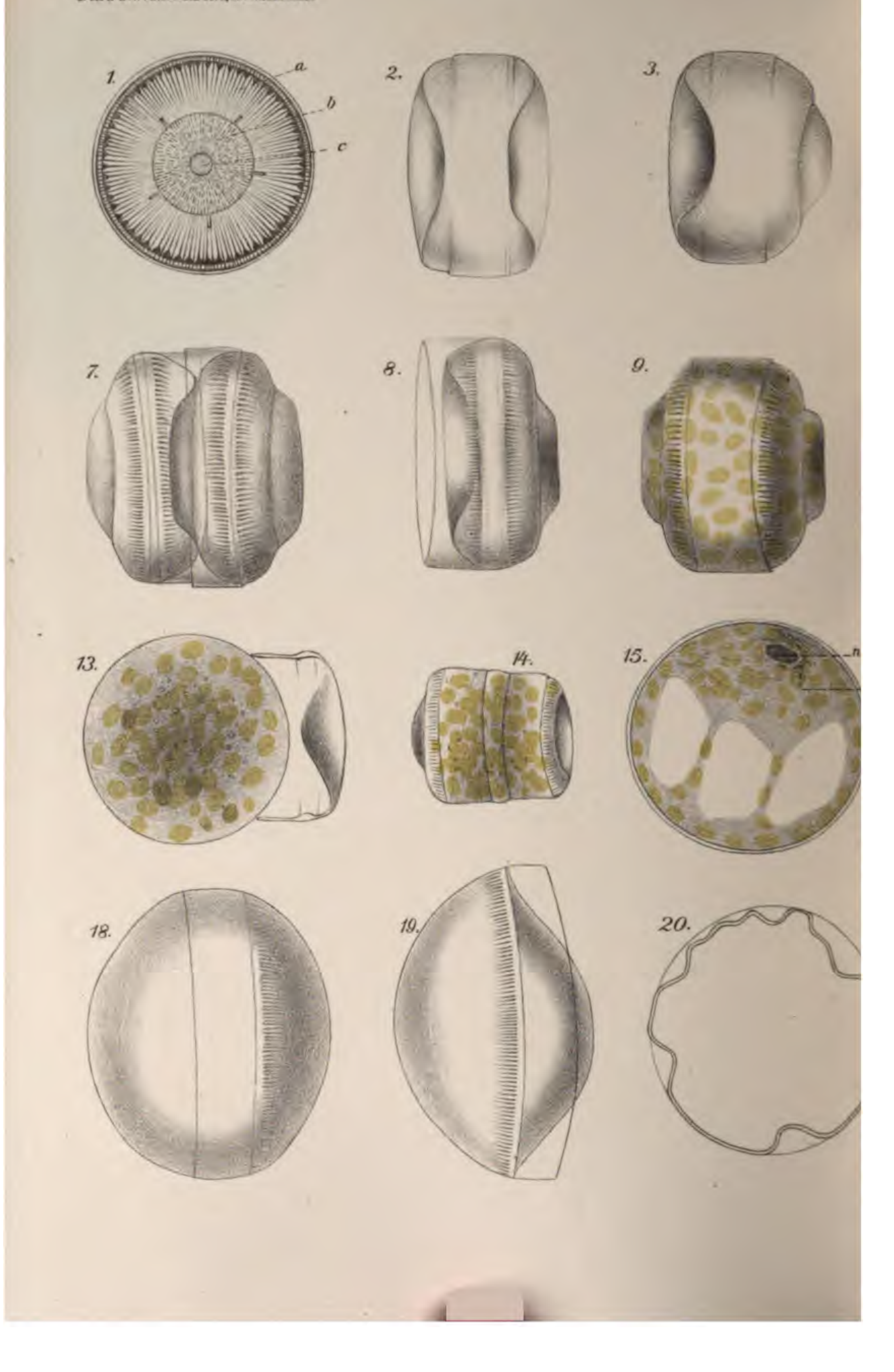
es mir wirklich unbegründet oder wenigstens vorzeitig zu sein, aus dem Verlaufe der histologischen Strahlen und ihrer morphologischen Erscheinung allein eine mechanische Theorie der Mitose abzuleiten (Fischer, l. c., p. 256).

Wir wollen nun kurz die wichtigsten Resultate unserer Arbeit zusammenfassen.

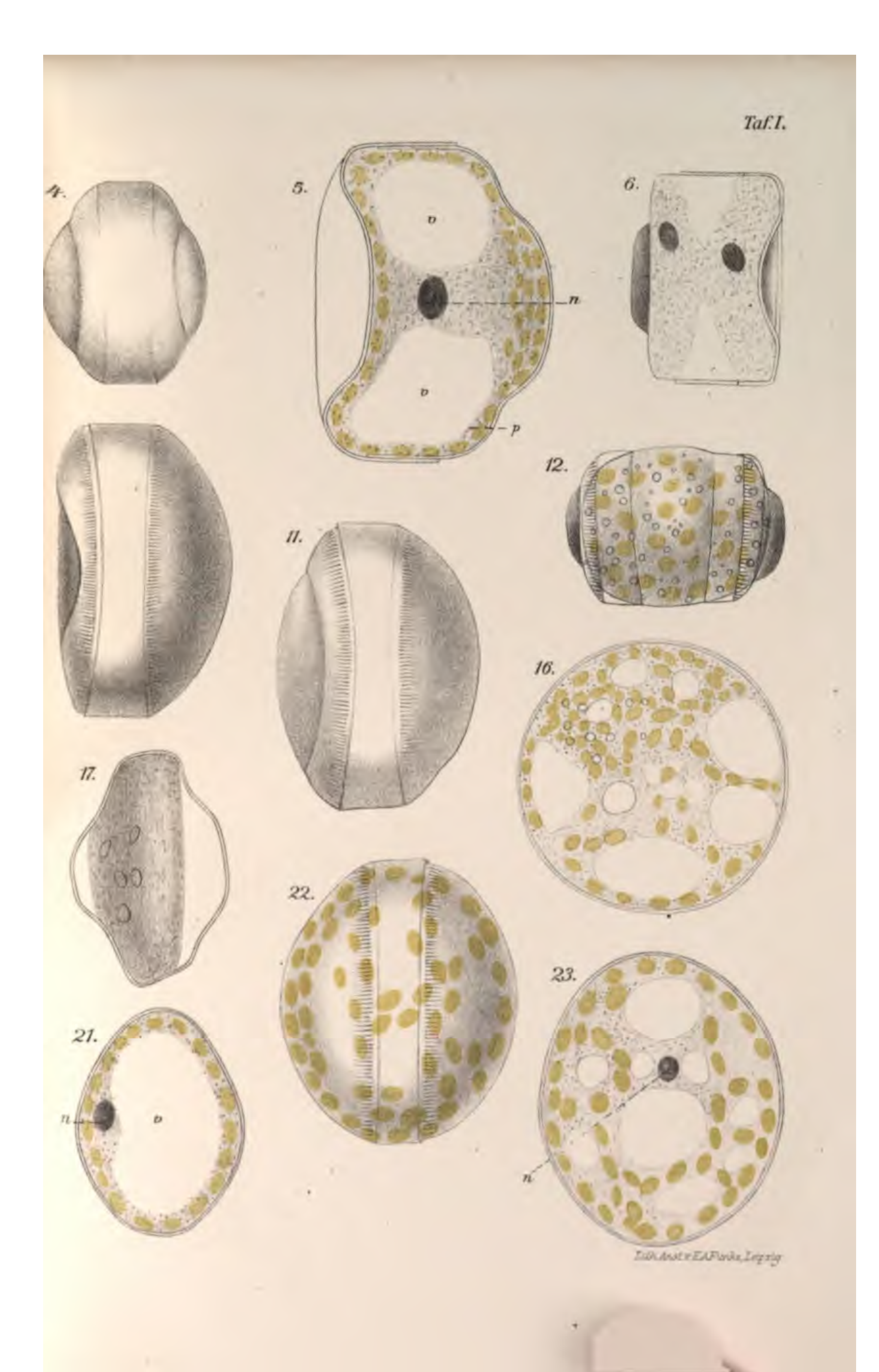
1. 0,75 % Chloral bewirkt nach einer einstündigen Einwirkung auf die Wurzelspitzen eine Degeneration der Spindelfasern und bewirkt somit die Einstellung der Kerntheilungen. Auch die Zelltheilungen werden eingestellt, nicht jedoch die Reconstruction der Tochterkerne, sodass zweikernige Zellen entstehen, welche zuweilen eine unvollendet gebliebene Scheidewandanlage besitzen. Die metakinetischen Stadien können durch Chromatinschleifen verbunden bleiben, woraus dann nach vollzogener Reconstruction sanduhr- oder hantelförmige Kerne entstehen können. Aus Aequatorialplatten entstehen unregelmässige Gruppen von Chromatinschleifen. Die ruhenden Kerne können amöbenförmig werden.

2. Werden die Wurzeln nach der Chloralisirung ausgewaschen und in normale Verhältnisse gebracht, so schreiten die Folgen der Chloralisirung eine Zeit lang weiter, sodann treten jedoch wieder Theilungsvorgänge auf. Diese können nochmals vorübergehend eingestellt werden, worauf dann definitiv die normalen Theilungsvorgänge zurückkehren. Bei *Vicia* werden in einigen Zellen die destruirten Spindeln neu gebildet, bei *Pisum* und *Allium* nicht. Aus den unregelmässig in der Zelle vertheilten Chromosomen der ursprünglichen Aequatorialplatten entstehen entweder mehrere Kerne, zwischen welchen auch unregelmässig verlaufende Scheidewände gebildet werden können, oder ein Kern von unregelmässiger Form.

3. In den zweikernigen Zellen legen sich die Kerne dicht aneinander und können verschmelzen. Bei den mitotischen Theilungen bilden derartig entstandene Kerne eine doppelte Chromosomenzahl. Wenn die Kerne nicht verschmelzen, so können in einer Zelle zwei kinetische Theilungen simultan vor sich gehen. Es werden dann entweder drei Zellen gebildet, von denen die mittlere zweikernig ist, oder es verschmelzen in derselben die Enkelkerne zu einem grossen Kerne.


1.
a
b
c
2.
3.
7.
8.
9.
13.
14.
15.
n
18.
19.
20.

Taf. I.



Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig

1.

2.

7.

14.

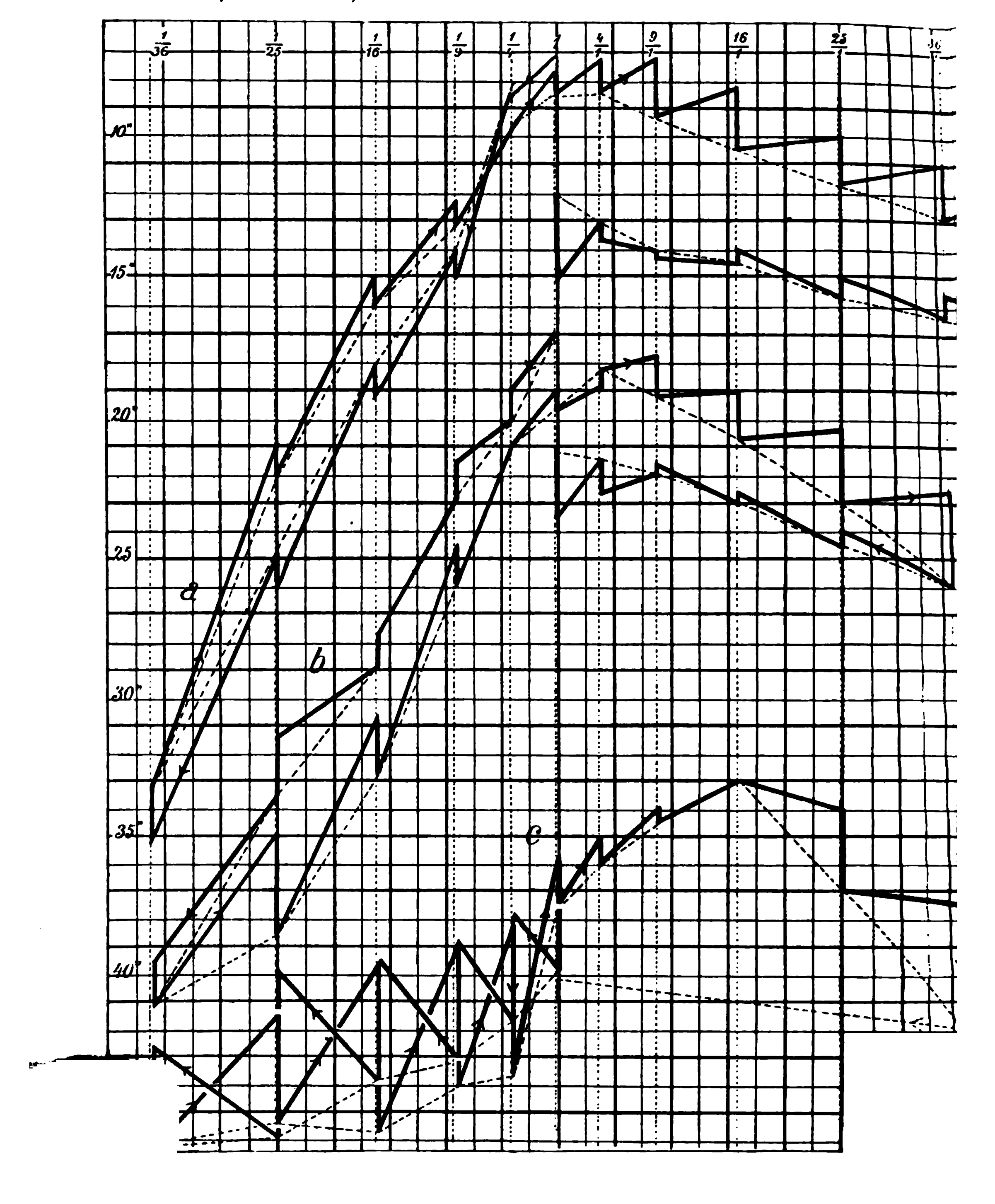
4.

3.

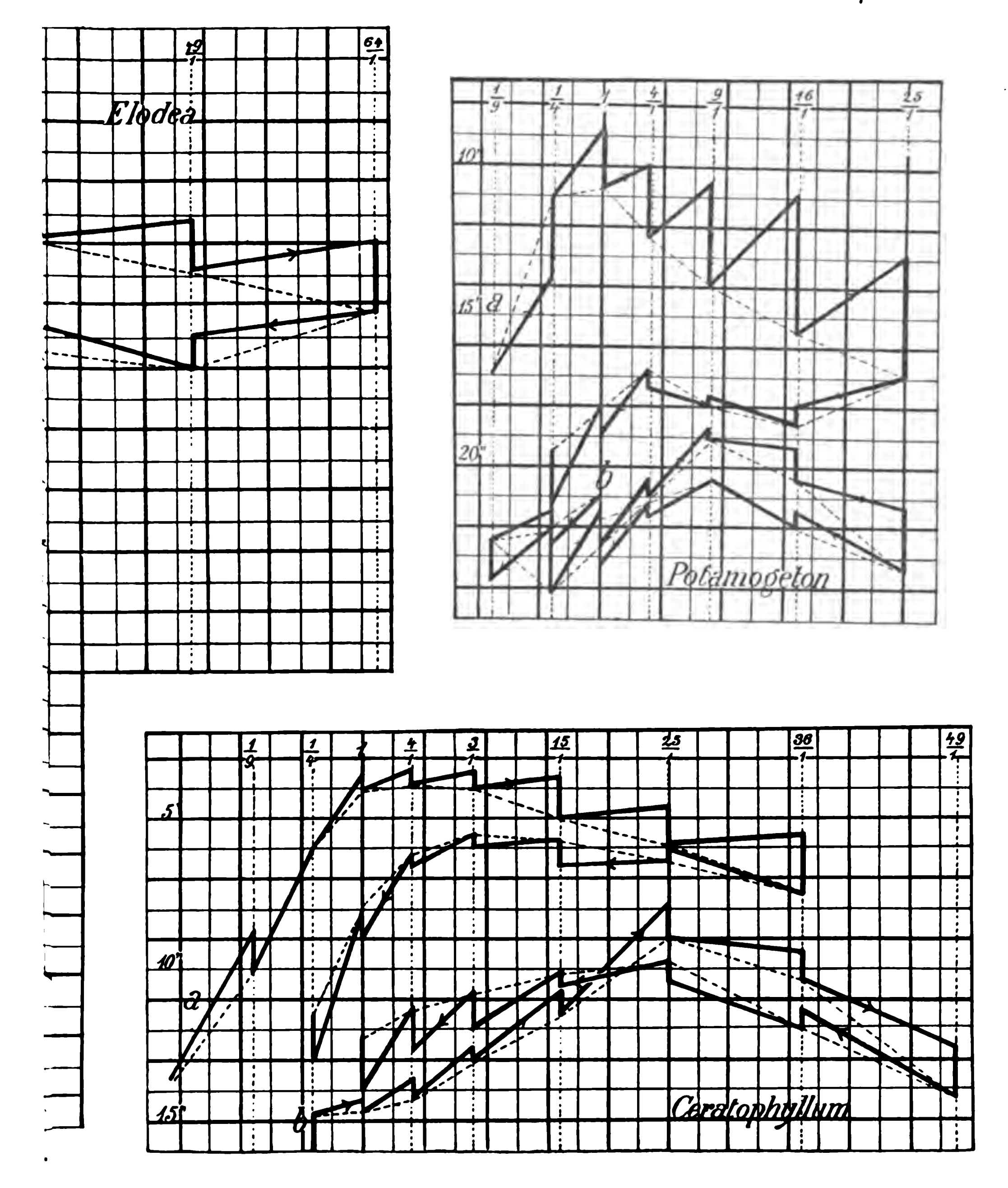
5a.

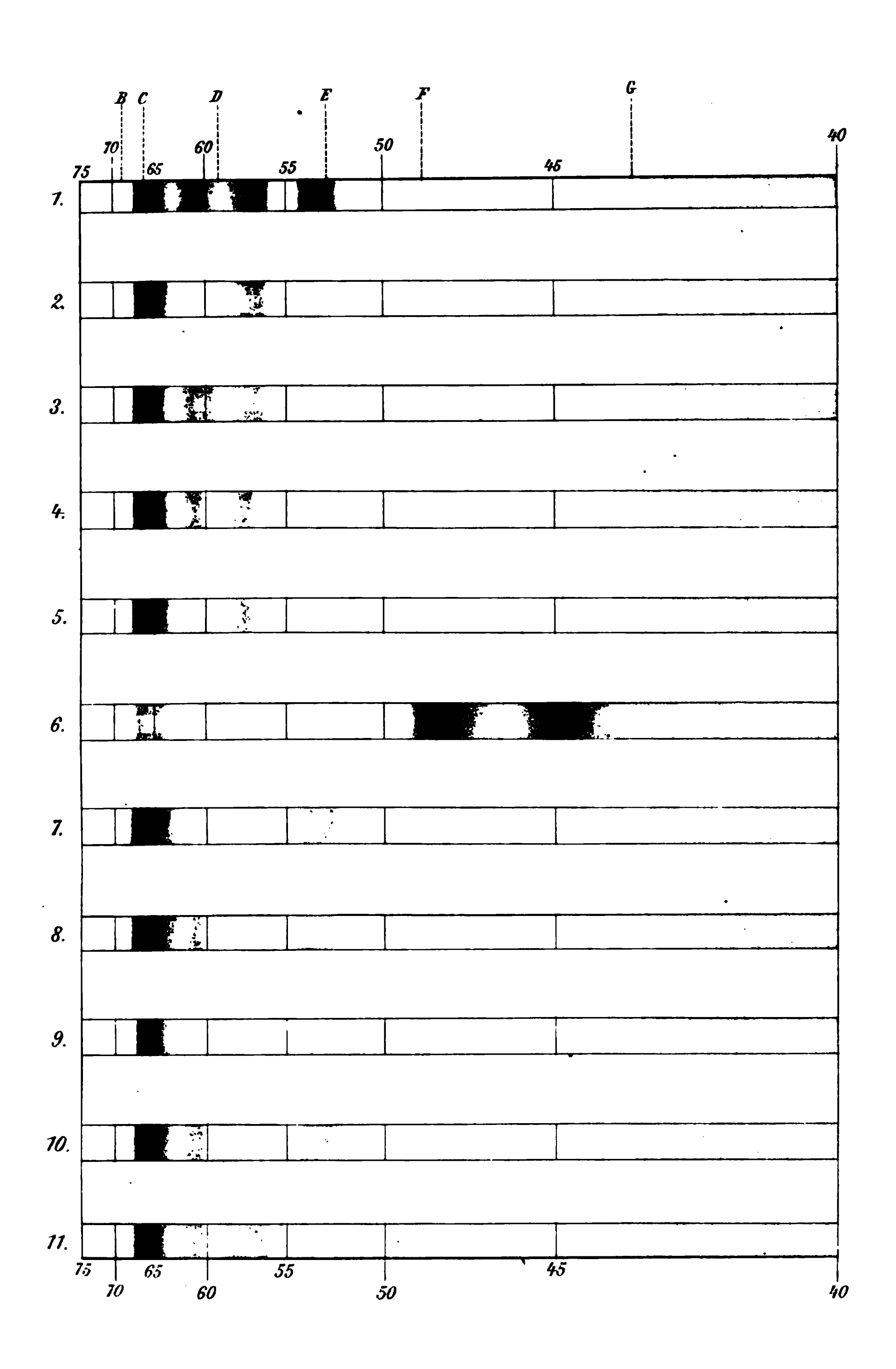
5.

12.

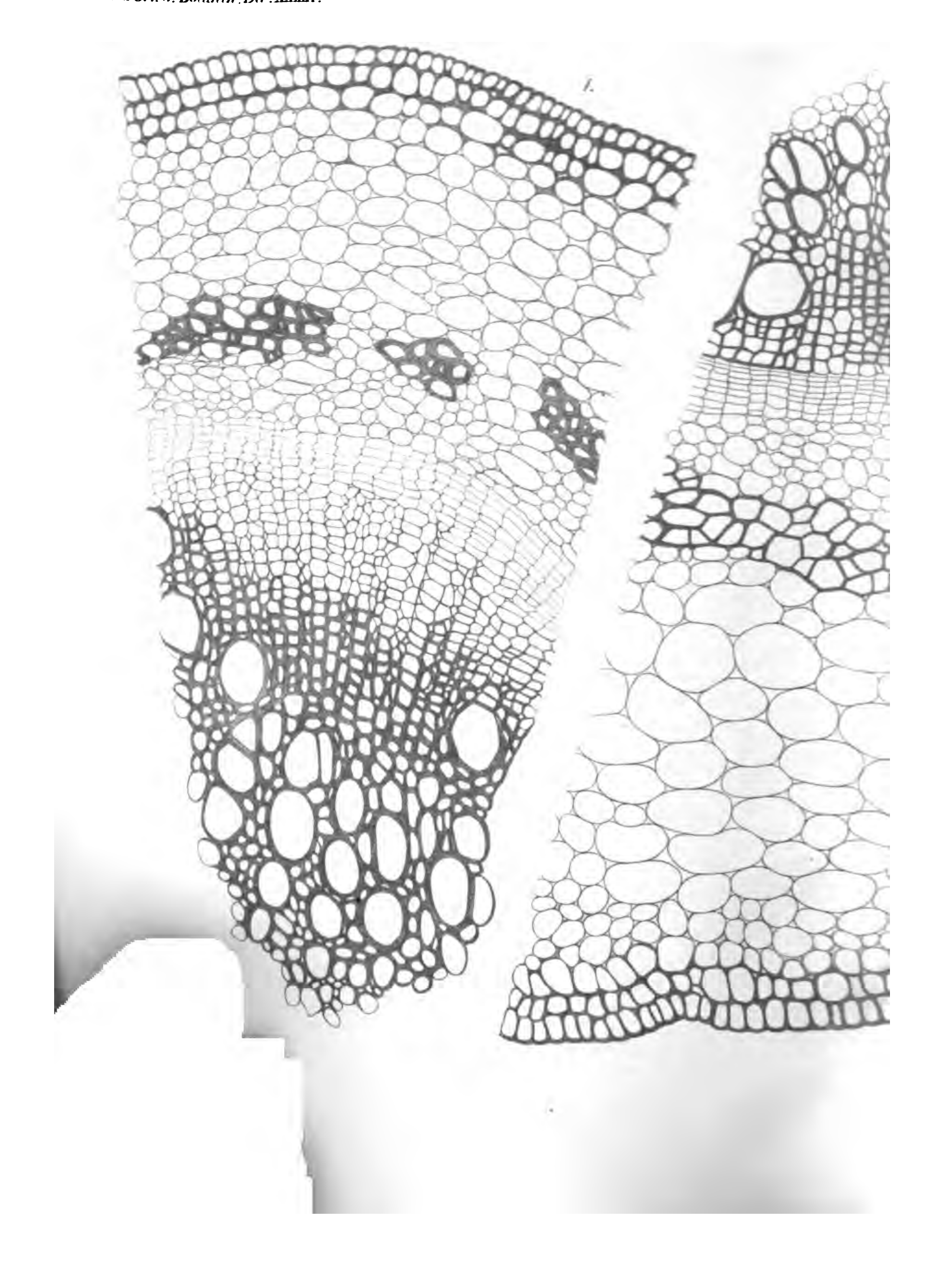


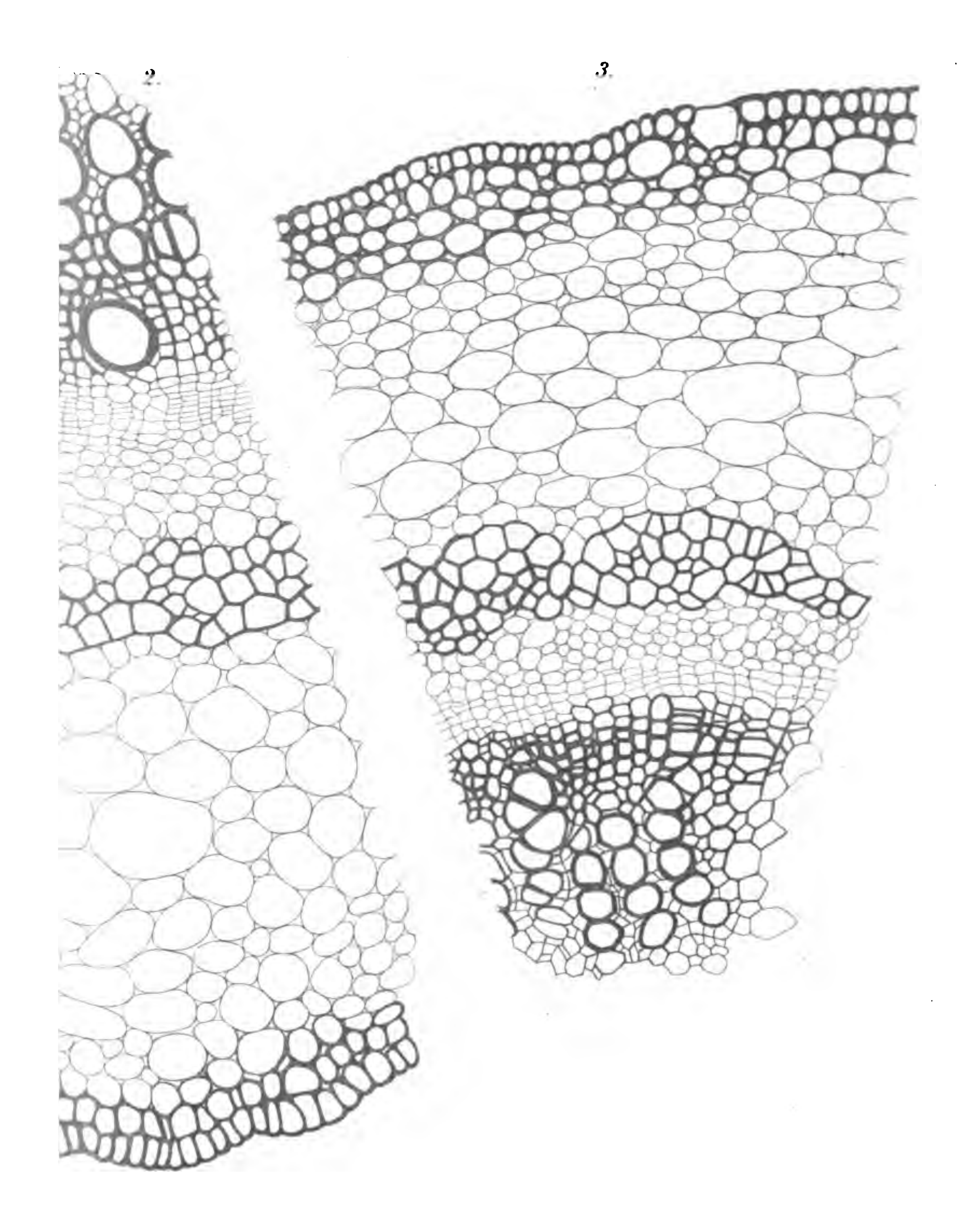
1/36
1/25
1/16
1/9
1/4
1
4/1
9/1
16/1
25/1
36
10°
15°
20°
25
30°
35°
40°
a
b
c


Elodea
Potamogeton
Ceratophyllum
a
b
10°
15°
20°
5°


B
C
D
E
F
G
75
70
65
60
55
50
45
40
1.
2.
3.
4.
5.
6.
7.
8.
9.
10.
11.

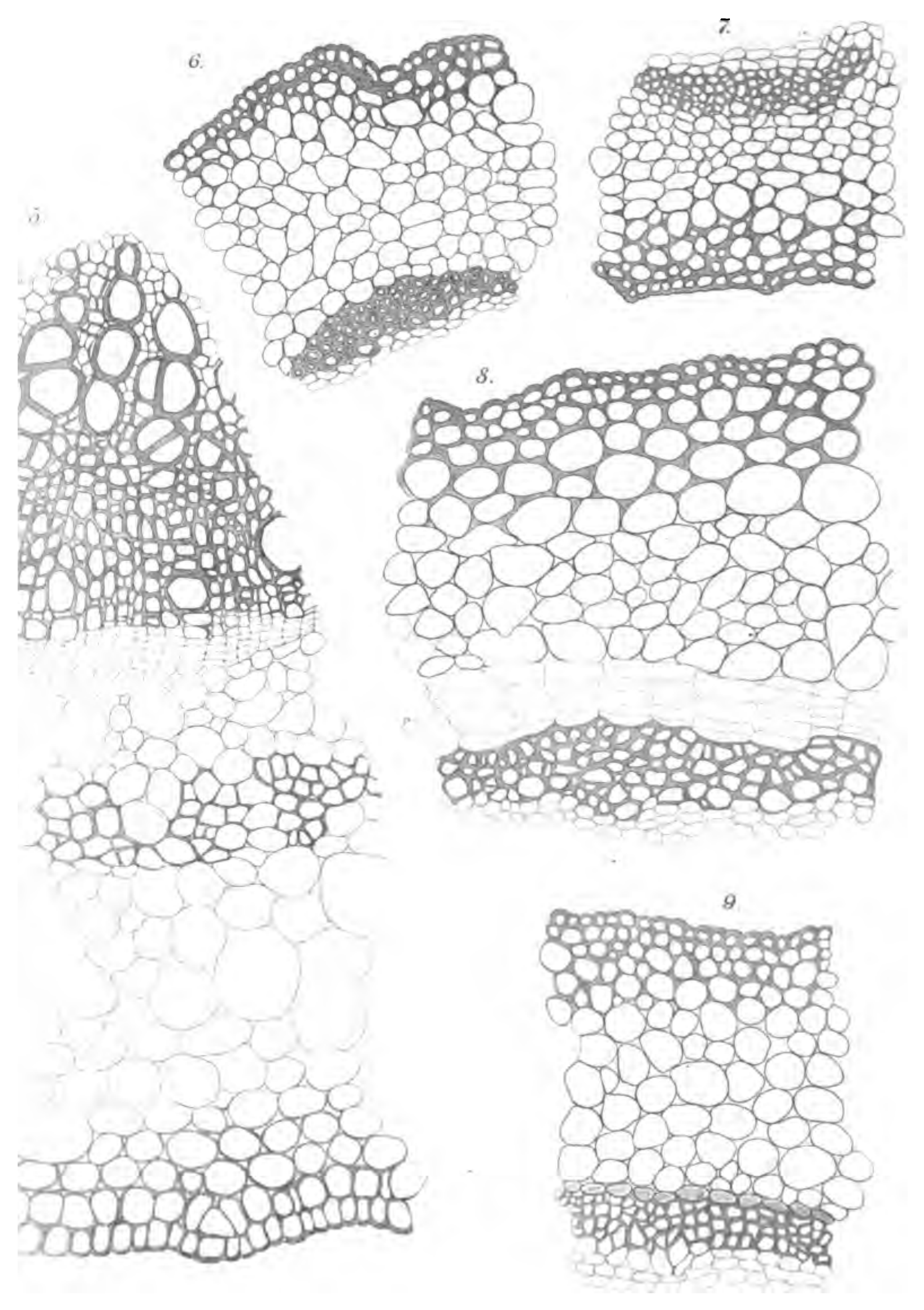



1.



Lith. Anst. v. F. A. Funke, Leipzig

4.


6.
7.
8.
9.

4.

6.

1.

9.

7

12.

3

2.

5.

7.

8.

10.

11.

16.

13.

17.

18.

21.

Taf. IX.

20.

24.

14.

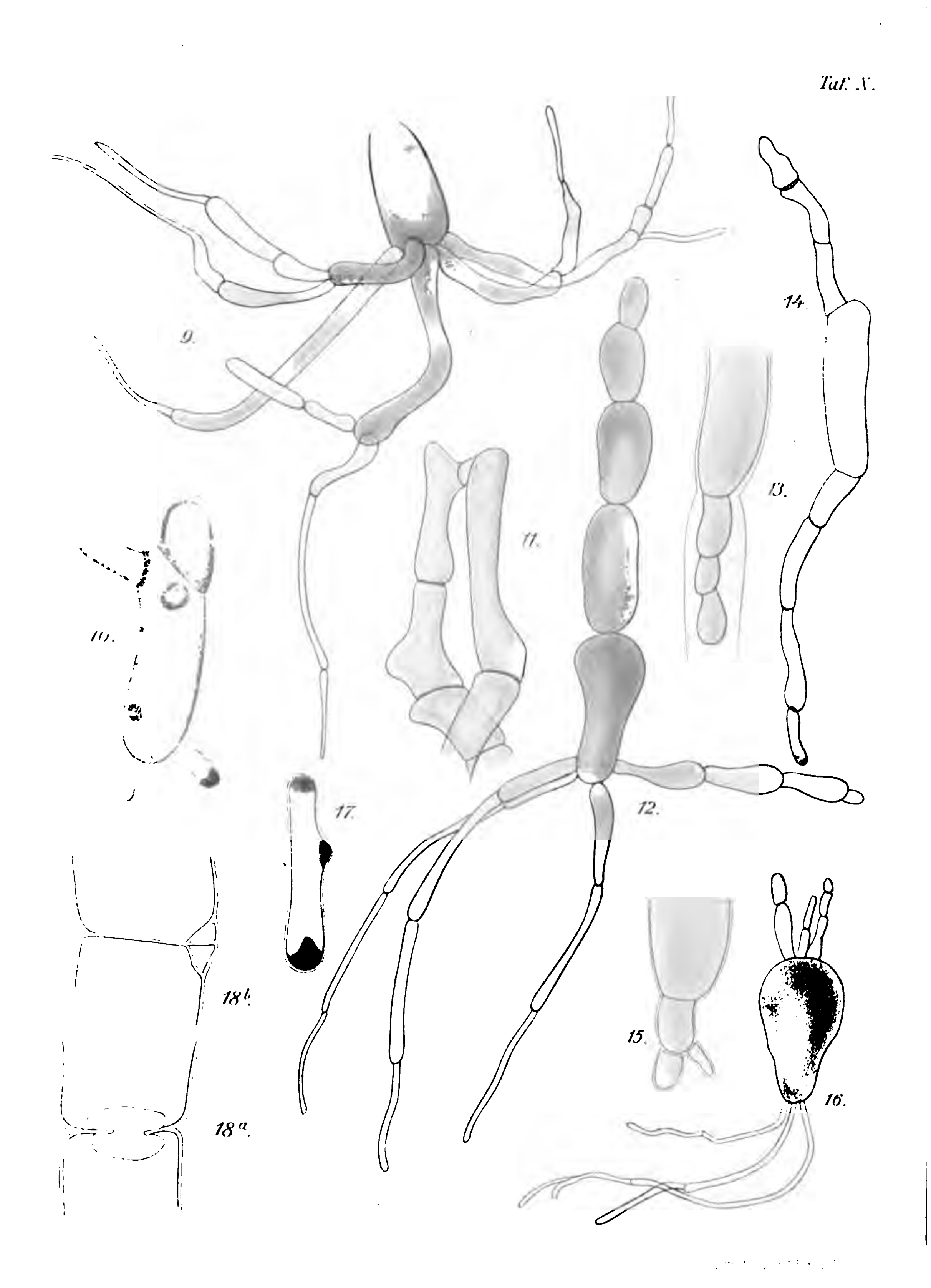
19.

15.

23.

22.


2
5.
7.
8.


9.
10.
11.
12.
13.
14.
15.
16.
17.
18b.
18a.





NON CIRCULATING
DO NOT REMOVE
FROM THE LIBRA
580.5
J25
V.39
FALCONER
BIOLOGY LIB.

